NAT
QL52

Library of the Museum

OF

COMPARATIVE ZOÖLOGY,

AT HARVARD COLLEGE, CAMBRIDGE, MASS.

Founded by private subscription, in 1861.

The gift of

No.

MITTHEILUNGEN

AUS DER

ZOOLOGISCHEN STATION ZU NEAPEL

ZUGLEICH EIN

REPERTORIUM FÜR MITTELMEERKUNDE.

11. BAND.

MIT 24 TAFELN UND 21 ABBILDUNGEN IM TEXT.

BERLIN,
VERLAG VON R. FRIEDLÄNDER & SOHN.
1895.

Inhalt des elften Bandes.

Ertes und zweites Heft.

Ausgegeben den 25. September 1893.

Seite

Photographische Abbildungen von lebenden Seethieren. Von G. v. Koch. (Mit Tafel 1.) 1

Revisione del genere *Polydora* Bosc e cenni su due specie che vivono sulle ostriche. Di D. Carazzi. (Con la tavola 2.) 4

Studien zur Phylogenie der äußeren Genitalien bei Wirbelthieren. I. Theil. Von A. Ostroumoff. (Mit Taf. 3 und 4.) 46

Mittheilungen über Copepoden. 1—6. Von W. Giesbrecht. (Mit Taf. 5—7.) 56

Die Gruppe der Doridiiden. Von R. Bergh. (Mit Taf. 8.) 107

Experimentelle Untersuchungen über den Einfluss der veränderten chemischen Zusammensetzung des umgebenden Mediums auf die Entwicklung der Thiere. II. Theil. Weiteres über die morphologische Wirkung der Lithiumsalze und ihre theoretische Bedeutung. Von C. Herbst. (Mit Taf. 9 und 10 und 5 Figuren im Text.) 136

Entwicklungsmechanische Studien. VII. Exogastrula und Anenteria (über die Wirkung von Wärmezufuhr auf die Larvenentwicklung der Echiniden). VIII. Über Variation der Mikromerenbildung (Wirkung von Verdünnung des Meerwassers). IX. Über die Vertretbarkeit der »Anlagen« von Ektoderm und Entoderm. X. Über einige allgemeine entwicklungsmechanische Ergebnisse. Von H. Driesch. (Mit Taf. 11.) 221

Über Stoffbildung bei den Meeresalgen. Von A. Hansen. (Mit Taf. 12.) . 255

Ein neues Schließnetz. Von W. Giesbrecht. (Mit Taf. 13.) 306

Drittes Heft.

Ausgegeben den 23. August 1894.

Tunicatenstudien. Von A. Korotneff. (Mit Taf. 14—16 und 9 Zinkographien.) 325

Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Synascidien. 1. Über die Entwicklung von *Diplosoma Listeri*. Von W. Salensky. (Mit Taf. 17—20 und 1 Zinkographie.) 368

Über die vermeintliche Schwimmblase der Selachier. Von P. Mayer. (Mit 1 Abbildung im Text.) 475

Viertes Heft.

Ausgegeben den 6. April 1895.

Seite

Character and Distribution of the genus *Perigonimus*. By C. W. Hargitt. 479

Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Synascidien. Von W. Salensky. Mit Taf. 21—24 und 4 Zinkographien.

2. Über die Entwicklung von *Didemnum niveum*. 488

3. Allgemeiner Theil. 553

Mittheilungen über Copepoden. 7—9. Von W. Giesbrecht. Mit 1 Zinkographie. 631

Berichtigungen.

Pag. 166 Zeile 7 von oben statt Gastrulaabschnitt lies Gastrulawandabschnitt.
Pag. 217 Zeile 9 von unten statt Letzterer lies Urdarmabschnitt.
Pag. 220 Zeile 9 von unten statt gegliedert lies gliedert.

Im 10. Bande. pag. 398 Zeile 4 von unten statt Niere lies Mantelhöhle.

OCT 14 1893

Photographische Abbildungen von lebenden Seethieren.

Von

Prof. G. v. Koch
in Darmstadt.

Mit Tafel 1.

Die Fortschritte der Photographie in den letzten zehn Jahren haben diese Erfindung für Kunst, Wissenschaft und Handwerk zu einer unentbehrlichen Gehilfin werden lassen. Auch in der Zoologie hat sie schon Anwendung gefunden, aber gewiss nicht in der Ausdehnung, wie sie es wohl verdient. Dies mag entschuldigen, dass ich durch beigegebene Tafel und einige erläuternde Worte auf ein Gebiet aufmerksam mache, welches für den photographirenden Zoologen ein reiches Arbeitsfeld werden könnte. Ich meine Habitusbilder von Seethieren.

Wer die reiche Formenwelt des Meeres aus eigener Anschauung kennt und als Lehrer bemüht ist, seinen Schülern eine Vorstellung davon durch Abbildungen zu übermitteln, dem wird bald die Unzulänglichkeit der letzteren sowohl der Quantität nach, vor Allem aber in der Qualität auffallen. Einige wenige der Natur abgelauschte Bilder ausgenommen, sehen wir Darstellungen, denen der Reiz des Lebens vollständig abgeht, vielfach aber auch wirklich falsche und nicht gar wenige, welche man nur als Zerrbilder bezeichnen kann. Letztere wirken doppelt unangenehm, wenn sie noch durch grelle Farben aufgeputzt sind, wie dies sowohl in populären als auch in wissenschaftlichen Werken vorkommt. Hier könnte schon viel gebessert werden, wenn man der zu publicirenden Zeichnung wenigstens eine nach dem Leben gefertigte Photographie zu Grunde legte. Eine solche kann noch sehr weit von der Vollkommenheit, welche der Geübte erreicht, entfernt sein und doch schon recht viel bieten, was

sich schwer zeichnen lässt und, wie zahlreiche Bilderwerke beweisen, leicht verzeichnet wird. In vielen Fällen können aber die Photographien mit oder ohne Retouche direct als Vorlagen für den Lithographen dienen oder durch eines der bekannten mechanischen Verfahren direct vervielfältigt werden.

Die Schwierigkeiten der Photographie sind bei den jetzt vorhandenen Hilfsmitteln leicht zu überwinden, die Kosten im Verhältnis zu der ersparten Arbeit gering. Eine Woche genügt, um sich die nothwendigen Kenntnisse und genügende Übung zu erwerben, um eine einfache Aufnahme zu machen, ein Negativ zu entwickeln und zu copiren. Einige Versuche, systematisch angeordnet, machen mit den Eigenheiten eines bestimmten Objects, der nöthigen Beleuchtung etc. vertraut.

Zu einer Reihe von Photographien von Seethieren, deren einige auf Tafel 1 wiedergegeben sind, benutzte ich eine Balgcamera mit einem Zeiss'schen Triplet von 120 mm Brennweite und einem verstellbaren Verschluss von Steinheil. Statt der Glasplatten wurden Eastmanfilms in einer Rollcassette von Krügener angewendet. Mittels dieses einfachen Apparates kann die Belichtungsdauer sehr variirt werden, und man kann sich desshalb als Lichtquelle sowohl des zerstreuten Tageslichts als auch des directen Sonnenlichts bedienen. Die Größe der Negative ist nur 6×8 cm, ein Format, das allerdings für directe Copien etwas klein ist, aber vollständig ausreicht, wenn man die Positive vergrößert. Bei dem angewandten Objectiv sind die Negative so scharf, dass sie erst bei einer 3—4 fachen Linearvergrößerung vollständig ausgenutzt werden.

Hinsichtlich der Aufnahmen ist Folgendes zu bemerken. Die Objecte wurden in flache Glasgefäße ohne Deckel gebracht, welche gerade so viel Seewasser enthielten, um jene nicht in ihren Bewegungen zu hindern. Als Unterlage diente schwarzer Sammet. Sind die Thiere nicht oder nur wenig durchsichtig, so genügt es, wenn man den Sammet in ein niedriges Gefäß mit Wasser legt und darauf die Schale mit den Thieren stellt. Sind diese aber sehr durchsichtig, wie viele Medusen, Heteropoden etc., so ist es praktischer, die Schale mit dem Thier 10—20 cm über dem Sammet aufzustellen. Eine Probe wird zeigen, wie viel lichtreicher dadurch das Object wird. Die Camera muss bei dieser Anordnung mit ihrer Längsachse natürlich senkrecht stehen, was meiner Ansicht nach durchaus nicht unbequemer ist, als wenn sie horizontal steht; im Gegentheil finde ich das Einstellen mit der Lupe dadurch erleichtert.

Zur Entwicklung wurde Eikonogen, und zwar meistens in stark verdünntem Zustand angewendet, weil dadurch die Negative schärfer werden. Wegen der hohen Temperatur in der Dunkelkammer machte sich das Härten in Alaunlösung nöthig; nur selten wurde daneben noch Eis benutzt. Die Negative wurden, wie oben schon bemerkt, unter 2—4 maliger Vergrößerung auf Eastmanpapier copirt. Nach solchen Copien ist auch die beiliegende Tafel gefertigt, und zwar desshalb, weil sich auf den Copien leicht die Unreinigkeiten des Grundes zudecken ließen; sonst ist nichts retouchirt. Wahrscheinlich würden Lichtdrucke direct nach den Negativen gefertigt die feineren Mitteltöne besser gezeigt haben.

Die auf Tafel 1 abgebildeten Thiere sind:

Fig. 1. *Tungia aurantiaca.*
Fig. 2. *Caryophyllia cyathus* (Vorderende, die Wand ist so mit Fremdkörpern bedeckt, dass eine Darstellung der basalen Hälfte unnöthig schien).
Fig. 3. *Muricea placomus?*
Fig. 4. *Aleyonium palmatum* (orangefarbig, mit weißen Polypen).
Fig. 5 u. 6. *Eledone moschata.* Ein kriechendes Exemplar in verschiedenen Stellungen und mit Farbenwechsel.
Fig. 7. *Ophioglypha lacertosa.*
Fig. 8. *Asteropecten bispinosus* (im Umkehren, Füßchen schnell bewegt).
Fig. 9. *Hyalea tridentata.*
Fig. 10. *Peltodoris atromaculata* (an der Wand des Glases gleitend).
Fig. 11. *Cytherea rudis.*
Fig. 12. *Pisa armata* (von allen Anhängseln befreit).
Fig. 13. *Squilla mantis.*
Fig. 14. *Amphioxus lanceolatus.*

Revisione del genere Polydora Bosc e cenni su due specie che vivono sulle ostriche

di

D. Carazzi

Direttore del Museo Civico della Spezia.

Con la tavola 2.

Introduzione.

Ebbi occasione di esaminare moltissimi esemplari di *Polydora*, appartenenti a specie diverse, alcune delle quali nuove per il Mediterraneo, perchè stavo facendo delle osservazioni sul danno che questo anellide tubicolo reca alle ostriche. Col materiale raccolto e con quello favoritomi da parecchie località mi sono trovato in grado di rivedere ed ordinare anche la sistematica di questo genere, abbastanza confusa. Per maggior semplicità ho messo la bibliografia alla fine e nel testo dopo ogni nome di autore un numero fra parentesi che si riferisce appunto alla indicazione bibliografica.

Parte di queste mie ricerche furono fatte alla Spezia e parte nella Stazione Zoologica di Napoli, grazie alla nota liberalità del sig. Dohrn. Porgo i miei ringraziamenti a lui e a tutte quelle persone che mi fornirono materiale di confronto, specialmente al prof. M'Intosh (St. Andrews, Scozia), al prof. C. Claus (Vienna), al prof. Webster (Schnectady, S. U. A.), al prof. Calderwood (Plymouth), al prof. Karl Brandt (Kiel), al Cav. Lo Bianco (Napoli), al prof. Valle (Trieste), al Dr. Whitelegge (Sydney, N. S. W.) e al prof. A. Giard (Wimereux).

La Spezia. Museo Civico, marzo 1893.

Riassunto storico.

È certo che il Baster (1) riferiva a una *Polydora* la descrizione che fa del verme vivente nelle pietre, nelle ostriche e *aliisque piscibus testaceis*, che vivono sul fondo limaccioso del mare, vermi dimoranti in un piccolo tubo *ex limo aut arena constructo*. Ma chi fonda il genere *Polydora* è il Bosc (2), il quale sotto il nome di *P. cornuta* descrive sommariamente e disegna molto rozzamente un tubicolo trovato sulle coste della Carolina del Sud, negli Stati Uniti.

Nel 1838 il Johnston (3), non tenendo conto del genere creato dal Bosc, descrive col nome di *Leucodore ciliatus* una *Polydora* delle coste inglesi e la figura.

Pochi anni dopo l'Oersted (4) aggiunge al genere un' altra specie *Leucodorum coccum*, e un' altra il Leuckart (5) nel 1849, assegnandole il nome di *L. muticum*. Il Grube (6) in un elenco del 1851 menziona tutte queste specie e in un altro lavoro (7) descrive senza figure una varietà *minuta* della *L. ciliata* Johnston.

Nel 1861 il Claparède (8) studia brevemente l'anatomia di una *Polydora* trovata sugli scogli di Kilmore, isole Ebridi, e le assegna il nome di *P. cornuta* Bosc. Traducendo il lavoro in tedesco (8bis) il Claparède vi aggiunge una figura dell' anellide. Nello stesso anno lo Schmarda (9) descrive la prima specie dei mari australi, sotto il nome di *L. socialis*. Nel 1863 il Keferstein (10) fa una lunga diagnosi della *L. ciliata*, che sarebbe diversa da quella del Johnston.

Nel suo notissimo ed importante trattato il Quatrefages (11) ammette come generi distinti *Polydora* e *Leucodora*; e l'errore viene corretto due anni dopo dall' Agassiz e dal Claparède. Il Quatrefages dà delle brevi diagnosi per la *P. cornuta* Bosc e per sette specie di *Leucodora*, tre delle quali sarebbero nuove (*L. nasutus*, *audax*, *Fabricii*). Nello stesso anno (1865) il Johnston (12) torna a ristampare tale e quale la descrizione e le figure già date nel 1838. L'Agassiz (13) nel 1867 si occupa per primo dell' embriologia di questi anellidi tubicoli; dico per primo, perchè non v'ha dubbio che le larve figurate dal Claparède (Beob. über Anat. und Entw. wirbell. Thiere, Leipzig 1863) invece che al genere *Polydora* devono riferirsi ad una *Nerine* o ad una *Aricia*.

Sempre nello stesso anno 1867 compare il grande lavoro del Claparède sui Chetopodi del Golfo di Napoli, seguito tre anni dopo da un importante supplemento (14). Noi troviamo qui per la prima

volta delle descrizioni accurate e particolareggiate, tali da permettere di riconoscere facilmente le forme viventi nel golfo di Napoli. Vedremo più avanti che non tutte e quattro le specie descritte dal Claparède possono ritenersi per nuove; e che anche egli cade in parecchie inesattezze, e che lascia qualche cosa a desiderare nelle figure: ma non v'è dubbio che l'opera sua è di gran lunga superiore a quella dei suoi predecessori ed anche a quella di molti che vennero dopo di lui. E così bene egli aveva esercitato l'occhio, da non lasciare dubbio a qualunque diligente osservatore sulla bontà delle specie da lui fondate.

Ancora nel 1867 il Malmgren (15) ritrova fra gli anellidi ottenuti da una spedizione polare la *L. ciliata* John. Il Lankester (16) nel 1868 chiama *L. calcarea* una *Polydora* che vive nelle rocce calcaree. E il M'Intosh (17) torna a descrivere la *ciliata* del Johnston dandone pure delle buone figure. Anche il Möbius (18) ritrova a Kiel la *ciliata* John., e il Willemoes Suhm (19) nel 1873 ritrova e figura molto male quella eh' egli crede la *L. cocca* Oersted.

I signori Marion e Bobretzky (20) ritrovano a Marsiglia due Polidore descritte dal Claparède. Una nuova specie, la *P. fulva*, viene creata dal Grube (21) nello studiare il materiale che il Semper ha portato dalle Filippine.

Un anno dopo (1879) sulle coste della Virginia, S. U., il Webster (22) trova e descrive per nuove due Polidore. Nel 1880 il Langerhans (23) illustra i vermi marini di Madera: ritrova la notissima *ciliata* e descrive e figura, ritenendole tutte e due nuove, la *P. hamata* e la *P. armata*.

In America il Verrill (24) descrive una *P. concharum*, che sarebbe la gigante del genere, ed una *gracilis*, che sarebbe invece piccolissima.

Nel 1883 il Jacobi (25) studia l'anatomia e l'istologia di due Polidore del golfo di Kiel; una è la *ciliata*, l'altra una specie nuova, *P. quadrilobata*. Successivamente il Webster (26) descrivendo degli anellidi del Massachusetts ricorda la *concharum* del Verrill e la *ligni* da lui descritta come nuova in un lavoro del 1880, che io non ho potuto vedere.

Il Verrill (27) descrive un' altra specie nuova, la *tubifex*, e nello stesso anno 1885 l'Haswell (28) trova in Australia la *P. polybranchia*. Pure in Australia viene ritrovata nel 1890 dal Whitelegge (30) la solita *ciliata*. Finalmente nel 1891 da Beaufort, Stati

Uniti d'America, l'Andrews (31) riceve una *Polydora* ch' egli sotto il nome di *commensalis* descrive e figura per nuova.

Nel Prodromus del Carus (29) sono elencate le quattro specie descritte dal Claparède.

Habitat, ricerca, preparazione e conservazione.

Le Polidore sono talvolta abbondanti nelle spiagge, ma anche in questo caso non si possono vedere facilmente a cagione delle loro piccole dimensioni. Per la loro fragilità e per l'energico contrarsi del corpo non riesce sempre di prepararle e conservarle in buone condizioni; credo perciò utile accennare qui al loro habitat e ai modi che ho riconosciuto più adatti per la ricerca, preparazione e conservazione.

Habitat. Le Polidore non vivono a grande profondità, stanno di solito al limite della marea; e la massima profondità credo sia quella a cui le ho trovate io a Napoli, da 15 a 20 metri. Nelle spiagge a ciottoli o a sabbia pura è inutile cercarle. Fabbricano i loro tuboli sui fondi fangosi o misti di sabbia e fango; oppure sopra gli scogli della spiaggia. Se questi sono calcarei, alcune specie scavano delle gallerie proprio nella roccia, e così pure forano i gusci di conchiglie e di balani vivi e morti. Ad esempio la *P. hoplura* è rara nei tuboli costruiti sul fondo del mare, mentre è abbondante sui gusci delle ostriche vive e dei balani vivi. La *P. armata* non l'ho trovata altro che sui gusci di bivalvi morti, deposti sul fondo. La *flava* scarseggia nei tuboli, preferisce i gusci di bivalvi morti, i ciottoli porosi e specialmente i tuboli calcarei abbandonati dalle serpulacee, facendovi un tubolo di rivestimento e prendendo il posto della serpula. La *ciliata*, abbondantissima nei tuboli a tappeto, costruiti cioè in gran numero sul fondo, si trova anche dentro alle ostriche vive, annidata fra il guscio e il mantello. L'*antennata* e la *polybranchia* le ho sempre viste esclusivamente sui tuboli del fondo, insieme colla *ciliata*.

Vivono tanto dove la spiaggia è aperta e battuta dal mare, come nei porti rinchiusi, e dove l'acqua è poco limpida. Così è facile trovare la *ciliata* nel porto di Napoli e in quello della Spezia.

Tuboli. Tutte le Polidore, perforanti o no, si costruiscono un tubolo secernendo dalla pelle del muco col quale agglutinano il fango che hanno all' intorno. Questo si può vedere benissimo mettendo una Polidora spogliata del tubolo in un vaso d'acqua di mare che abbia sul fondo del fango. Dopo fatto questo primo e rozzo

rivestimento, l'animale compie l'opera con molto maggior diligenza raccogliendo delle particelle coi tentacoli, e facendole scendere col movimento di numerose ciglia vibratili giù per la doccia, che si trova in ciascuno di essi. Il tubolo va così elevandosi dal fondo in direzione verticale o quasi. Dopo un certo tempo l'animale, senza uscire dal tubolo, si ripiega su sè stesso ed esce colla testa dall' altra apertura, dove prima aveva la coppa anale, e ricomincia coi tentacoli a lavorare. Non è raro il caso che il tubolo abbia un' altra o anche due altre diramazioni e così sia provvisto fin di quattro aperture.

Anche le Polidore che perforano le rocce o i gusci calcarei possiedono un tubolo fatto di muco e fango, e che si continua colle due aperture della galleria; la quale ha sempre la forma di un U coi due rami molto ravvicinati. Anzi si può dire che una Polidora dentro ad una galleria è ripiegata in due metà, che sono separate fra loro da un piccolo setto del materiale nel quale l'animale ha fatto lo scavo.

Dirò più avanti (a pag. 36) qualche altra cosa sulle Polidore perforanti; per adesso ricordo che tutte le specie che perforano si possono anche trovare nei tuboli a tappeto, costruiti o sul fondo o sugli scogli della spiaggia, talvolta in numero grandissimo. Alcune specie vivono solitarie, altre gregarie, anche fra specie diverse. Questo è il caso della *polybranchia*, dell' *antennata* e della *ciliata*, che vivono spesso insieme in moltissime.

Sebbene abbia osservato parecchie volte delle Polidore che, ripiegandosi nell' interno del loro tubolo, cambiavano posizione mettendo la testa dove avevano l'ano e, viceversa, tuttavia, una volta costruito il tubo, esse preferiscono di stare coi tentacoli protesi fuori da un' apertura a preferenza dell' altra; ed è appunto per questo che nelle Polidore perforanti vediamo che un ramo del tubolo è sempre più lungo dell' altro.

Nelle specie che vivono gregarie sul fondo o sugli scogli formando come un tappeto di tuboli, questi ultimi sono agglutinati per una porzione della loro altezza, e nella parte inferiore sono formati con particelle più grosse e più dure; cosicchè tutto l'insieme acquista una certa solidità, e si può levare dal fondo dei grandi tratti di questo tappeto di tuboli precisamente come si può asportare dal terreno le zolle erbose.

Ricerca. Ad acqua chiara e tranquilla è facile riconoscere i tuboli delle Polidore che formano dei tappeti di una estensione talvolta rilevante sugli scogli o sul fondo presso la spiaggia. Tutti

questi tubetti, di una altezza[1] di 2—3 cm., sono cilindrici, dello spessore di 1—2 mm., e per questi caratteri distinguibili facilmente dai tuboli degli anfipodi, più corti e un poco imbutiformi, ma che hanno una certa somiglianza con quelli di *Polydora*.

Accade talvolta d'incontrare in mezzo ai tuboli di *Polydora* qualche tubolo di *Spio seticornis* o *fuliginosus*, ma questi animali si distinguono perchè, introducendo una pagliuzza nei tuboli, si vedono subito uscire e fuggire, mentre le Polidore solo difficilmente e con una pressione continuata sul tubolo che abitano, possono essere indotte ad uscire, e dopo, al contrario dei primi, non fuggono rapidamente, ma cercano di nascondersi più vicino che possono.

La presenza degli animali nei tuboli è poi rivelata dai due lunghi tentacoli che si protendono fino a 15 mm. e che si muovono incessantemente tutto intorno, allo scopo di raccogliere particelle di alimento o di fango che discendono col mezzo delle ciglia vibratili lungo la doccia ed arrivano così facilmente a portata della bocca, la quale, aiutata dall' estremità del sovrapposto lobo cefalico, le afferra.

Se gli esemplari sono in piccola quantità, oppure se si tratta di Polidore che perforano le rocce o i gusci dei bivalvi, può darsi benissimo che i tuboli che si protendono fuori dall' apertura della galleria non vengano veduti. Allora la cosa migliore da fare è di porre il sasso o i gusci, nei quali si ritiene che vi possano essere delle Polidore, in un recipiente di vetro con dell' acqua di mare pulita; lasciato il recipiente tranquillo, dopo non molto tempo, osservando da vicino, si vedranno i due tentacoli protesi col loro movimento irrequieto rivelare la presenza dell' animale.

Preparazione. Se si vuol fare uscire gli animali dai tuboli o dalle gallerie per poi fissarli, bisogna usare parecchie precauzioni, altrimenti sarà difficile avere degli esemplari interi e più difficile ancora di conservare i tenuissimi tentacoli, facilmente caduchi. Se si hanno esemplari numerosi, come per esempio una zolla di tuboli, si può ottenere lo scopo mettendola in un bacile con acqua di mare e dissociando con due punte di legno la massa dei tuboli. In questo modo si sciupano parecchi individui, ma è facile ottenerne anche molti intatti. Certe specie come la *polybranchia* e l'*antennata* escono in tal modo con facilità. Un buon metodo, ma che bisogna usare con precauzione, è quello insegnatomi dal Cav. Lo Bianco. Si pone la

[1] La lunghezza totale del tubolo è anche del doppio, ma siccome esso è ripiegato, l'altezza del tappeto è soltanto quella indicata.

zolla di tuboli dentro l'acqua di mare nella quale è stato in precedenza disciolto del cloralio idrato nella proporzione di 1—2 per mille. Dopo 4—6 ore si vedranno uscire dai tuboli le Polidore, ma nello sforzo fatto per uscire dal tubolo che, come si è detto, avendo due aperture tutte e due superiori, è piegato, molti individui si rompono. Talvolta 6 ore non sono sufficenti e ne occorrono 10—15, ma bisogna ritirare e mettere dentro l'acqua pulita gli animali via via che escono dai tuboli, perchè il soggiorno prolungato nell' acqua cloralizzata rende molli i loro tessuti.

Questo metodo del cloralio è poi necessario quando si tratta di cercare Polidore nei sassi o nei gusci dei bivalvi nei quali si sospetta soltanto la loro presenza; ed è necessario quando si tratta di specie esclusivamente, o quasi, perforanti. Così per es. si fa per la *P. armata*, per la *flava*, per la *hoplura*.

Per quest' ultima, che si trova di sovente nei gusci di balano e in quelli di ostrica, si può fare l'estrazione rompendo il guscio calcareo in vicinanza del punto dove si è scorto l'animale, avendo prima cura di studiare in che direzione si trovi la galleria piegata ad U.

Invece del cloralio io ho provato anche il cloroformio. Versandone in proporzione del 5% dentro l'acqua di mare e sbattendola energicamente per ottenere la mescolanza dei due liquidi, vi si pone subito dopo i tuboli delle Polidore che escono dal loro riparo e restano immobilizzate con rapidità.

Ottenuti gli animali fuori dai loro tuboli, si passano dentro l'acqua di mare alcoolizzata al 5%, secondo il metodo del Lo Bianco. Questa soluzione si presta benissimo per conservare l'animale vivo e studiarlo sotto alla lente o al microscopio. Infatti quella piccola quantità di alcool, senza ucciderlo, ne rende i movimenti lentissimi e permette in tal modo una osservazione prolungata senza che il verme esca dal campo dello stromento.

Conservazione. Il Jacobi (25) preparava le Polidore col liquido del Merkel o coll' acido cromico a 1% e, per impedire che si ripiegassero troppo e si raggrinzassero, lasciava gli animali dentro ai loro tuboli e metteva tutto nel liquido fissatore. Io ho trovato che il semplice metodo dei passaggi nell' alcool riusciva benissimo. Dall' acqua alcoolizzata si passa all' alcool a un terzo, cioè di 30%, poi a quello a 50%, poi a 70%. Se l'individuo si è ripiegato, lo si depone su di un pezzo di carta da filtro imbevuta di alcool a 70%, e lo si distende subito con due aghi; quando la carta comincia a disseccare si è certi che il verme resterà disteso e allora lo si depone, lasciandolo sulla

carta per non sciuparlo, nel recipiente dell' alcool a 90%. Quando si sono tenute le Polidore per qualche ora nell' alcool forte conviene, per conservarle a lungo, rimetterle in alcool a 70%, perchè non s'induriscano troppo.

Descrizione generale di una Polydora; discussione dei caratteri specifici, loro valore.

1. Descrizione generale di una Polydora. Prima di passare alla descrizione particolareggiata delle singole specie sarà bene premettere una descrizione generica di questo tubicolo; descrizione tanto più necessaria, perchè dovrò subito dopo insistere sui caratteri che hanno o non hanno una importanza nella determinazione delle specie. Le Polidore sono tubicoli di piccole dimensioni; le nostre specie non oltrepassano i 5 centimetri e in generale sono di 2—3 cm.: il loro spessore è di 1—2 mm.; la lunghezza dei tentacoli, non contata in quella del corpo, arriva a 15 mm. La tinta del corpo è giallo-rossastra, qualche volta resa scura nella parte superiore da macchie di pigmento nero; in una specie vi è una colorazione verde.

Il corpo non è cilindrico, ma schiacciato, e si divide in una porzione anteriore breve ed una posteriore molto più lunga. La porzione anteriore è formata dal segmento boccale che porta superiormente ai lati due lunghi ed esili tentacoli e nel mezzo il lobo cefalico; al segmento boccale seguono 4 segmenti biremati, armati di setole semplici lesiniformi; viene poi il 5° segmento sprovvisto di parapodi ed armato di uncini caratteristici.

La porzione posteriore comincia dopo il 5°, ed è formata da tutti gli altri segmenti che possono arrivare fino a 200 e che terminano col segmento anale, di solito a forma di coppa e sempre sprovvisto di appendici.

La presenza dei tentacoli, l'essere sempre il 5° il solo segmento fornito di una armatura speciale con uncini molto più sviluppati in grossezza degli altri, la mancanza di appendici al segmento anale e la sua forma a coppa, più o meno evidente, sono caratteristiche sufficenti per distinguere il genere *Polydora* da tutti gli altri della famiglia Spiodea, e delle altre famiglie di tubicoli.

Le branchie sono dei prolungamenti linguiformi rivolti verso la parte dorsale, mancanti sempre al 5° segmento e agli ultimi vicino alla coppa anale: mancanti quasi sempre anche ai 4 segmenti setigeri anteriori compresi fra la testa e il 5°.

2. Caratteri presi finora in esame e di poco valore. Del gener *Polydora* Bosc (*Leucodora* John.) sono state fatte numerose specie, ma come vedremo più avanti, molte di esse non hanno ragione di essere; e per non ripetermi, credo utile fin da adesso di esporre quali caratteri hanno importanza, e quali no, nella determinazione delle specie, basandomi sulle osservazioni fatte sopra molte centinaia di esemplari. Cominciando dai tentacoli, dirò che non vi è dubbio alcuno ch' essi esistono in tutto il genere e, se parecchi autori hanno stabilite delle specie sulla mancanza dei tentacoli, ciò si deve all'esame di esemplari che li avevano perduti. Infatti essi si staccano con moltissima facilità e sull' animale non resta nessuna traccia del distacco, anche osservandolo nel momento in cui li perde. Del rimanente anche per altre specie è stato provato che la mancanza di tentacoli si doveva attribuire ad errore di osservazione. Il *Prionospio*, che Claparède credeva privo di tentacoli, ne è provvisto, come dimostrarono Marion & Bobretzky (20); la *Ranzania sagittaria*, creduta dal Claparède senza tentacoli, ne è fornita, come ha potuto constatare il Lo Bianco di recente.

È così che la *P. polybranchia*, specie dell' Australia da me ritrovata a Napoli, descritta dall' Haswell come mancante di tentacoli, ne possiede un paio, come tutte le altre specie del genere.

La lunghezza e la forma dei tentacoli non ha nessun valore nella determinazione. Negli individui adulti e ben viventi, lasciati tranquilli nell' acqua di mare, si vede che queste appendici sono molto lunghe, tanto che in completa estensione arrivano alla metà della lunghezza totale del corpo. Quanto alla forma, sono cilindriche ma vanno assottigliandosi sempre più dalla base verso l'estremità. Sono stati descritti degli individui adulti con i tentacoli a forma di clava, come quelli posseduti dalle larve, ed anch' io ne ho osservati più di una volta, ma ho potuto convincermi all' evidenza che si trattava d'individui che avevano rigenerata la parte anteriore.

A questo proposito riferisco una esperienza. Il 14 Luglio ad una grossa *P. hoplura* ♀ levo i tentacoli. Rimetto l'esemplare nell' acqua di mare. Il 17 successivo esamino l'individuo amputato: si scorgono bene due tentacoli claviformi lunghi circa quanto il segmento boccale. Rimetto nell' acqua e al 20 successivo ripeto l'esame: i tentacoli hanno preso la loro forma consueta, il vaso centrale è evidente; la lunghezza totale corrisponde a 3—4 segmenti del corpo; uccido e conservo nel balsamo l'esemplare.

La forma del lobo cefalico ha poca importanza, perchè essa

è identica in specie molto diverse e può variare abbastanza nella stessa. Vedremo più avanti che anche il Claparède è caduto a questo proposito in diverse inesattezze.

La presenza o l'assenza delle macchie oculari, da sola, non ha nessuna importanza.

Non ne ha del pari il numero dei segmenti, perchè questo è molto variabile secondo l'età dell' individuo non solo, ma anche secondo che si tratta di individui che hanno rigenerato o no una parte del corpo.

Il numero delle branchie non ha nessuna importanza nella determinazione, perchè esso varia coll' età e col numero dei segmenti. Diversi autori hanno descritto delle Polidore provviste di branchie fino all' ultimo segmento prima della coppa anale. Ma anche questo è un errore dovuto a un fenomeno molto frequente nelle Polidore: quello della rigenerazione di una parte del corpo. Succede che molto facilmente le Polidore perdono un certo numero di segmenti posteriori[1]. Ora ho potuto esperimentare, e chiunque può ripetere senza fatica l'esperienza, che, tagliando dieci, venti segmenti nella parte posteriore, subito dietro l'ultimo segmento rimasto al corpo l'intestino si estroflette e poco dopo si forma un nuovo ano; il quale si trova così a contatto coi segmenti provvisti di branchie. Ma dopo alcun tempo (3—5 giorni), fra l'ano nuovo e l'ultimo segmento vecchio, si vedono degli strettissimi segmenti nuovi, i quali poi si vanno allargando, e così l'animale riacquista quasi il primiero aspetto, sebbene tuttavia non mi sia stato dato di rivederlo coll' ultima porzione così snella e assottigliata, come negli esemplari intatti.

Un certo valore ha la forma della coppa anale, perchè essa resta abbastanza costante nella stessa specie e di sovente varia in specie diverse; ad ogni modo è un carattere relativo ed insufficente, come quella del lobo cefalico.

Aggiungo che, parlando di tutti questi caratteri, mi riferisco sempre ad esemplari osservati viventi. Vi sarebbe ora da dire qualchecosa dei caratteri specifici alcoolici o vitrei, vale a dire prodotti dalla permanenza degli esemplari nell' alcool, oppure dalla compressione del vetro coprioggetti nell' esame al microscopio. Così per esempio il lobo cefalico negli esemplari in alcool assume nei due lobi anteriori che lo terminano, un appuntimento talvolta molto

[1] Vedi anche Jacobi 25 pag. 30 e M'Intosh, Anat. von *Magelona*. in: Zeit. Wiss. Z. 31. Bd.

marcato, dovuto alla costrizione maggiore delle fibre circolari muscolari, in confronto di quelle longitudinali. La compressione del pari modifica la forma del lobo cefalico e quella della coppa anale; ed avremo più innanzi occasione di vederne degli esempi.

È necessario dire una volta per sempre, che per fare una determinazione seria ed esatta bisogna prima avere osservato numerosi esemplari viventi. Viventi, per non errare, attribuendo all' animale caratteri dovuti all' azione dell' alcool; numerosi, per non prendere per caratteri specifici quelli che sono puramente individuali e dovuti o all' età o alla rigenerazione di una parte del corpo. Infine bisogna osservare gli animali nelle loro condizioni normali, cioè liberi nell' acqua di mare, per potere giudicare bene della forma e delle dimensioni, le quali possono essere facilmente alterate dalla compressione o dalla scarsezza di liquido ambiente.

3. **Caratteri specifici importanti.** Il primo di tutti è quello dell' armatura di uncini al 5° segmento. Essi si riscontrano già distintamente formati nelle larve di poco più di un millimetro di lunghezza, come si può vedere dalla fig. 16 (tav. 2) che rappresenta una larva di *P. hoplura*, lunga mm. 1,2; non vi è dunque pericolo di confusione fra le forme giovanili e quelle adulte. È un carattere tanto sicuro questo della forma degli uncini del 5° segmento che anche quando sono rudimentali hanno l'identico aspetto, salvo la lunghezza, di quelli giunti a completo sviluppo. L'ispezione della tavola che accompagna queste pagine mostra all' evidenza la verità di una tale asserzione.

È carattere pure molto buono quello che si desume dall' esame del segmento dove cominciano le branchie. Anche negli individui giovani esso è costante; così per es. nella *ciliata*, nell' *hoplura* ecc. le branchie cominciano a svilupparsi al 7° segmento setigero, nella *polybranchia* al 2°, nella *flava* fra l'8° e il 10° ecc. Un altro carattere rilevante, ricordato già dal Claparède, è quello del cambiarsi delle setole in uncini nella parte ventrale, cambiamento che per una sola specie, l'*antennata*, ha luogo all' 8° segmento, mentre è al 7° per le altre tutte. Su questi uncini avrò occasione di rilevare altri caratteri di qualche valore. La pigmentazione della pelle, contrariamente a quello che si potrebbe credere, è un carattere che, insieme con altri, ha qualche importanza; esso basta per es. a distinguere la *polybranchia* dalle altre specie.

Nella descrizione delle singole specie saranno notati dettagliatamente anche quei caratteri che sono di minore importanza.

Descrizione delle specie di Polydora del Mediterraneo.

Le Polidore appartengono alla famiglia Spiodea, per la quale credo sufficente riportare la diagnosi che dà il CARUS nel suo Prodromus (p. 255 :

»Fam. Spiodea (Gr.) Sars. Vermes plerumque minores, translucentes; lobus cephalicus parvus, margine integro aut inciso: antennae nullae, raro adsunt; segmentum buccale cirris tentacularibus duobus longis, plerumque sulcatis (saepe caducis) instructum; pedes plerumque biremes, setae simplices; branchiae vasis simplicibus.«

Per il genere si può riassumere la diagnosi così:

Genere *Polydora* Bosc (*Leucodore* Johnston). Testa formata dal segmento boccale con sovrapposto il lobo cefalico; questo nella parte anteriore sopravanza la bocca ed è bilobato; spesso porta quattro macchie oculari. Lateralmente al lobo cefalico, sempre nella parte superiore del segmento boccale, si staccano due lunghi tentacoli, provvisti di un solco a ciglia vibratili. Seguono quattro segmenti biremati provvisti sopra e sotto di setole semplici lesiniformi. Poi viene un 5º segmento più grosso degli altri, sprovvisto di remi, ma di solito con delle setole semplici tanto nella parte ventrale che nella dorsale. Lateralmente in una insaccatura porta l'armatura caratteristica di un fascio di grossi uncini. Manca sempre di branchie. Viene poi la parte posteriore del corpo formata di molti (fino 200) segmenti. Questi portano, in parte, le branchie rivolte verso il dorso: i cirri dorsali portano delle setole semplici ordinariamente, talvolta modificate in vari modi caratteristici per le diverse specie. I cirri ventrali o mancano o sono poco sviluppati. Uno o due segmenti dopo il 5º, le setole normali ventrali sono sostituite da una serie di uncini bidentati, incappucciati, che si continuano fino al segmento anale, non compreso. Questo si apre verso la parte dorsale e forma una coppa, oppure è cilindroide; talvolta porta una incisura anche al lato ventrale; è scavato nell' interno e molto spesso provvisto di speciali formazioni dette bacilli.

I ♂ sono più piccoli e più scarsi delle ♀. Trovate finora nel Mediterraneo sei specie ed una varietà.

Sottogenere *Boccardia* mihi.

Le branchie cominciano al secondo segmento setigero, l'armatura del 5º segmento porta uncini di due sorta ed è sprovvista di lancette.

1. *Polydora* (*Boccardia*) *polybranchia* Haswell.

(Tav. 2 fig. 1, 2 e 3.)

Colore del corpo verdastro, più marcato nella parte anteriore: pelle cosparsa negli adulti di piccole granulazioni nere. Queste sono più spesse intorno alla bocca, che è così di un colore nero.

Lunghezza del corpo 2 cm., spessore 1,2—1,5 mm. Tentacoli lunghi e scoloriti. Lobo cefalico con due piccoli lobi arrotondati alla parte anteriore; posteriormente su di esso stanno le macchie oculari, che possono mancare, essere due sole, oppure (ed è il caso più frequente) quattro, disposte come un trapezio, quasi quadrato. Negli esemplari adulti mancano le setole al cirro dorsale del 1° segmento setigero, ma quello ventrale ne è provvisto. Anche il 5° segmento manca di setole semplici alla parte dorsale. I segmenti 2, 3, 4, 6 e seguenti portano setole sopra e sotto.

Nel 5° segmento stanno lateralmente gli uncini caratteristici (fig. 2 e 3). Essi sono di due forme: il loro numero[1] massimo è 4_1 4_1; cioè 5 di una sorte (4 bene sviluppati e 1 rudimentale) e 5 dell'altra (anche questi 4 sviluppati ed uno rudimentale). Tali uncini stanno disposti in due piani sovrapposti; guardando l'animale dalla parte dorsale si vedono prima cinque uncini che hanno l'estremità libera appuntita e arcuata; al disotto invece si trovano cinque uncini che all'estremità libera si allargano a cono e terminano con un disco striato. Le lancette mancano.

Questi uncini del 5° segmento sono collocati in una insaccatura ai due lati del corpo, come in tutte le altre specie del genere, e sporgono appena dai fianchi dell'animale. I segmenti posteriori nella parte dorsale sono tutti uniformi fra loro; nella parte ventrale il 6° segmento è fornito di setole semplici, come gli altri 5, ma dal 7° indietro le setole sono sostituite dagli uncini a cappuccio (fig. 14), che sono da 7 a 9 per ciaschedun lato di ogni segmento.

Le setole semplici dorsali sono uniformi per tutto il corpo. La coppa anale è liscia. Il numero dei segmenti negli esemplari più grandi che ho potuto osservare è di 60.

Le branchie cominciano al 2° segmento setigero e si continuano per 40 segmenti circa, negli esemplari maggiori. Mancano sempre al 5° segmento.

---

[1] Il numero più grande indica gli uncini bene sviluppati, quello piccolo al piede gli uncini rudimentali.

Questa specie, nuova per il Mediterraneo, fu da me trovata molto abbondante l'estate scorsa a Napoli nei tuboli a tappeto presi in grande quantità sugli scogli del Chiatamone e del Castel dell' Uovo. L'Haswell (28) nel 1885 trovò a Sydney un esemplare di questa specie: la descrisse brevemente, senza dare nessuna figura, asserendo che è priva di tentacoli. Non ho nessun dubbio che questa affermazione sia del tutto erronea.

La *polybranchia* si allontana molto dalle altre Polidore per due caratteri importantissimi, che le sono esclusivi. Ha le branchie anche nei segmenti anteriori, mentre in tutte le altre specie esse cominciano dopo il 5° segmento. E questo ha gli uncini di due forme distinte, mentre in tutto il genere gli uncini hanno una sola forma.

Tali differenze sono di tanta importanza da autorizzare la creazione di un nuovo genere. Provvisoriamente, non essendo nota con questi caratteri che una sola specie, credo sufficente distinguerla col farne un sottogenere, che intitolo dal nome di persona amica.

Sottogenere *Polydora* Bosc.

Le branchie cominciano dopo il sesto segmento setigero, l'armatura del 5° segmento porta uncini di una sola forma, spesso accoppiati con setole lancettiformi.

2. *Polydora ciliata* Johnston.

(Tav. 2 fig. 4 e 5. Vedi le figure del Claparède (14) e del M'Intosh (17).

Leucodore ciliatus Johnston (3); *Leucodorum ciliatum* Oersted (4); *L. muticum* Leuckart (5); *L. ciliata* Grube (6); *Leucodore ciliata* var. *minuta* Grube (7); *L. ciliata* Keferstein (10); *L. ciliatus* Quatrefages (11); *L. ciliatus* Johnston (12); *L. ciliata* Malmgren (15).

Polydora Agassizii Claparède (14); *P. ciliata* M'Intosh (17); *P. ciliata* Möbius (18); *P. Agassizii* Mar. & Bobr. (20); *P. gracilis* Verrill (24); *P. ciliata* Jacobi (25); *P. ciliata* Haswell (28); *P. Agassizii* Carus (29); *P. ciliata* Whitelegge (30).

Questa specie, la più antica, la più diffusa e anche la più confusa, è comunissima nel Mediterraneo.

Colore del corpo rosso-carneo, molto marcato lungo il dorso dal coloramento del vaso dorsale. I tentacoli hanno delle fasce trasversali di pigmento nero. Questo forma due strisce allungate nel

senso longitudinale ai lati del lobo cefalico. Altre due nella stessa direzione stanno sul segmento boccale sotto i tentacoli. Nei primi 4 segmenti setigeri esiste un paio di macchie, pure nere, nella parte dorsale, disposte simmetricamente in senso trasversale; esse vanno decrescendo fino a scomparire al 5º segmento. Nella parte inferiore del segmento boccale altre due piccole macchie nere stanno ai fianchi dell' apertura orale. Queste macchie si osservano tutte costantemente soltanto negli esemplari bene adulti.

Lunghezza del corpo 2—3 cm., spessore 1 mm. Tentacoli fino a 1 cm. Lobo cefalico con due piccoli lobi arrotondati nella parte anteriore, precisamente come nella *polybranchia*; è quindi poco esatta la figura del Claparède (tav. 22, fig. 1) che rappresenta il lobo diviso in 2 lobi appuntiti. Il lobo cefalico nella parte posteriore è sollevato e forma una piccola cresta mediana. Sul lobo cefalico esistono posteriormente 4 macchie oculari; qualchevolta sono due soltanto e possono anche mancare. Il primo segmento dopo la testa ha il cirro dorsale senza setole; ma le ha quello ventrale e le hanno sopra e sotto il 2º, 3º, 4º, 5º e 6º. È una inesattezza quella del Claparède che dice mancante il 5º segmento del fascio di setole dorsali. Esse esistono (fig. 5) ed sono inserite precisamente in corrispondenza del 1º uncino anteriore; consta di poche setole. Così pure non è vero che l'armatura di uncini sia dorsale; in questa specie, come in tutte le altre, essa è situata in un infossamento laterale. Gli uncini sono almeno 4_2, ma arrivano fino a 7_2; sono appuntiti, ripiegati e portano un piccolo dente sotto quello maggiore terminale. Sono disposti in una linea curva e i più sviluppati stanno verso la parte anteriore, i rudimentali posteriormente. Ogni uncino è accompagnato da una lancetta sottile e trasparente.

Dei segmenti che seguono alcuni mostrano i cirri dorsali, che poi scompaiono per ricomparire negli ultimi segmenti, quando cessano le branchie. Tutti i segmenti posteriori nella parte dorsale portano il fascio di setole normali. Nella parte ventrale col 7º segmento compaiono gli uncini incappucciati, di solito 8 per gruppo, raramente 12, che si continuano per tutti i segmenti. Il segmento anale è liscio, formato a coppa, coll' apertura alla parte dorsale. Il numero totale dei segmenti arriva fino a 150—160. Le branchie cominciano al 7º segmento, sono cirriformi e cessano agli ultimi 30—40 segmenti. In un individuo, lungo solo un centimetro e con 60 segmenti, le branchie finivano al 31º. In un adulto di 2 cent. e con 95 segmenti, le branchie arrivavano all' 81º.

Questa specie, identica certo all' *Agassizii* del Claparède, è assai comune a Napoli. Vive nelle zolle a tuboli insieme colla *polybranchia* e coll' *antennata* a poca profondità; è poco comune alla Spezia e a Taranto, abbondante a Venezia. Marion & Bobretzky l'hanno trovata a Marsiglia.

Non ho mai visto in essa, malgrado abbia esaminato centinaia di esemplari, il caratteristico ispessimento dell' intestino, del quale parlano questi due autori (**20** pag. 83). Spiegherò più avanti in quale singolare errore siano caduti a questo proposito.

Dopo accurati confronti non ho esitato a rimettere in onore il vecchio nome di *ciliata*, che è stato dato a tante specie diverse, e a sopprimere quello di *Agassizii*, creato dal Claparède. Il nome di *ciliata*, introdotto dal Johnston nel 1838 (**3**) e ripetuto nel 1865 (**12**) dallo stesso, ha servito certo per indicare anche altre specie diverse da quella che ho descritta. Ma io dovevo tener conto del fatto importante che la descrizione del Johnston, per quanto insufficente, si applica esattamente a questa specie. Inoltre, tre anni dopo la seconda pubblicazione del Johnston, il M'Intosh (**17**) dava delle buone figure di questa specie, che era stata molto infelicemente figurata dal suo predecessore. Ora la tavola del M'Intosh si applica benissimo alla illustrazione della specie del Claparède. Nella figura d'insieme data dal M'Intosh è rappresentato il primo paio di branchie nel 6° segmento e, trovando questo fatto unico in tutte le Polidore che si conoscessero, ne chiesi all' egregio professore scozzese. Il quale gentilmente mi scrisse per confermare il mio sospetto, che cioè quel paio di branchie non esiste, perchè esse cominciano al 7° paio, e che l'errore si deve al disegnatore, il quale prese il cirro dorsale del 6° segmento per un paio di branchie. Lo stesso sbaglio si scorge anche nel disegno del Johnston.

Quanto al Claparède, devo aggiungere che, in una nota alla descrizione della *P. Agassizii*, afferma che la sua specie potrebbe identificarsi colla *L. ciliata* var. *minuta* del Grube; ma che i caratteri dati da quest' ultimo non sono sufficenti per riconoscerla. Egli aggiunge poi che la vera *ciliata* sarebbe quella del Keferstein; ma vedremo a suo tempo che questi ha descritto certamente delle forme giovanili, o della nostra o di qualche altra specie (*flava?*). Il Claparède poi non tiene conto della descrizione del Johnston, e in generale non si occupa di quel che era stato detto prima di lui, probabilmente per evitare una discussione in proposito, discussione difficile per la incertezza della diagnosi. Si potrebbe obbiettare

che non foss' altro, per esser questa una forma del Mediterraneo, è probabile che si debba tenere distinta da quella dell' Atlantico; ma questa obbiezione non può aver nessun valore per me che ho ritrovato nel Mediterraneo una specie di Madera ed una di Sydney, e che nelle Polidore della Scozia e di Plymouth ho riconosciuto la *flava* dal Claparède, da lui e da me trovata a Napoli.

3. *Polydora hoplura* Claparède.

(Tav. 2 fig. 6, 7 e Claparède (**14**) tav. 21 fig. 2 *A, B, C, D.*)

P. hamata Langerhans (**23**); *P. hamata* Webster (**22**).

Questa specie somiglia molto alla precedente, ma se ne distingue per alcuni caratteri notevoli. Il colore del corpo è di un rosso più scuro che nella *ciliata*; la pelle è cosparsa di puntini di pigmento giallo bruno, il quale forma delle zone trasversali nei tentacoli. Mancano sempre le strisce di color nero caratteristiche della *P. ciliata*. Lobo cefalico bilobato all' estremità anteriore.

Lunghezza 5 cm., largh. 2 mm. È la specie più grande finora trovata nel Mediterraneo.

I primi segmenti come nella *ciliata*. Al 5° segmento esistono i due fasci normali sopra e sotto; gli uncini laterali, come sempre, sono da 5_2 a 6_1 bidentati, molto simili a quelli della *ciliata*, sebbene un poco più robusti; sono accompagnati dalle lancette, come nella specie precedente.

Nella parte posteriore i cirri dorsali sono visibili in parecchi segmenti dopo il 6° e negli ultimi prima del segmento anale. Le setole dorsali sono normali sino alla fine delle branchie; ma qui, cioè negli ultimi 10 a 20 segmenti (e non per l'appunto 15, come il Claparède dice), rimangono soltanto una o due setole normali accompagnate da un robusto uncino, semplice, molto appuntito e ripiegato; in qualche segmento gli uncini sono due per fascio (fig. 7). Nella parte ventrale gli uncini a cappuccio cominciano al 7° segmento; sono di solito 8 per gruppo e somigliano molto a quelli delle due specie precedenti.

Il segmento anale è a coppa, di una forma molto più slanciata che nelle specie precedenti.

Il numero totale dei segmenti supera i 200.

Le branchie cominciano al 7° segmento e si continuano fino al cominciare dei segmenti forniti degli uncini caratteristici sulla parte dorsale: mancano dunque per 10—20 segmenti. Il numero delle

branchie è molto minore, rispetto a quello dei segmenti, negli individui giovani; così, mentre in una ♀ con 170 segmenti le branchie arrivavano al 150°, in un ♂ lungo 1 cm. con soli 70 segmenti, le branchie cessavano al 35° segmento.

Il Claparède ha scoperto questa specie perforante il guscio dei balani a Napoli, ed io pure ve l'ho ritrovata. Ma essa non è esclusivamente terebrante. Infatti io ho potuto contarne fino a 10 esemplari in una zolla a tuboli dov' era in compagnia delle altre due specie descritte e della *P. antennata*. La *hoplura* è poi molto abbondante nei gusci delle ostriche di Taranto di dove io l'ho introdotta con queste nel golfo della Spezia. Ho notato che gli esemplari viventi nei balani non raggiungono mai le grandi dimensioni di quelli che vivono sulle ostriche. Dirò più avanti (a pag. 36) delle loro abitudini.

Senza dubbio l'*hamata* del Langerhans, il quale confessa (p. 92) che essa è simile alla *hoplura* del Claparède, deve essere identificata con quest' ultima. Non saprei neanche in che cosa si possa distinguere dalla *hamata* del Webster, per quanto questo autore dica (22 p. 52) che s'avvicina alla *hoplura* Claparède, ma non è con essa identica.

4. *Polydora armata* Langerhans.

(Tav. 2 fig. 8.)

Di questa specie, che io ho trovato per la prima volta nel Mediterraneo, ho potuto osservare un numero abbastanza rilevante di individui, provenienti dalla stessa località, circa una cinquantina, ma tutti giovani; e non m' è stato possibile finora di avere degli adulti. Questa descrizione dunque si riferisce sempre ad esemplari non adulti; ma, come si vedrà, i caratteri specifici sono tali che non può sorgere nessun dubbio che la *P. armata* sia una forma bene distinta da tutte le altre conosciute.

Corpo scolorito, così pure i tentacoli. Lobo cefalico bilobato nella parte anteriore, occhi mancanti.

Lunghezza 5 mm., spessore 0,5 mm.

Niente di notevole nei primi quattro segmenti setigeri. Il 5° porta i fasci normali di setole tanto sul dorso che sul ventre. Gli uncini caratteristici situati, al solito, in una infossatura laterale, sono 2_1—3_0 e si distinguono molto bene da quelli delle altre specie, perchè sono tridentati; i due denti laterali sono su per giù eguali fra loro e minori di quello mediano; nell' insieme hanno qualche somiglianza con una pedicellaria di echino (Fig. 8). Mancano le lancette che accompagnano gli uncini delle due specie precedenti.

Nella parte dorsale vediamo i soliti fasci provvisti di poche setole normali. Negli ultimi dodici segmenti (e non sei come dice il Langerhans) esse sono soltanto due o tre, e restano circondate da un fascio caratteristico composto di sedici o venti setole dritte, triangolari, molto appuntite, striate, eguali fra loro, impiantate tutte in giro in un disco e riunentisi all' estremità libera, in modo da formare un cono regolare. Non è quindi esatta la rappresentazione datane dal Langerhans (fig. 5 *a*); e per conto mio non mi è accaduto mai di trovare due di questi uncini colorati in bruno, come egli scrive e raffigura.

Nella parte ventrale gli uncini a cappuccio cominciano al 7º segmento e sono soltanto da tre o quattro per gruppo; nei primi segmenti accompagnati talvolta da una setola normale. Il segmento anale non è a coppa, ma cilindriforme (fig. 18) e si apre come gli altri alla parte dorsale; una incisura lo divide del pari inferiormente.

Il numero massimo dei segmenti che ho potuto contare, è stato di 35 soltanto.

Le branchie cominciano al 7º segmento e cessano al 12º.

Il Langerhans (**23**) ha trovato soltanto sei esemplari di questa specie, e tutti giovani, a Madera. Io ne ebbi molti a Napoli da gusci di bivalvi morti, dragati davanti a Mergellina nel punto detto Santorusso, alla profondità di 15—20 metri, insieme con degli esemplari di *P. flava*. Anche i miei esemplari, come ho già detto, sono tutti giovani. Certo è strano questo fatto, ma non v' ha nessun dubbio che si tratta di una specie ben distinta dalle altre. L'armatura del 5º paio e i fasci coniei dorsali degli ultimi dodici segmenti mi assicurano che la *P. armata* non può essere una forma giovanile di altre specie. È da ritenere che ulteriori ricerche faranno ritrovare anche gli adulti.

Il numero delle branchie corrisponde con quello della *ciliata* descritta dal Keferstein (**10**); ma questa non ha altro di comune colla specie ora descritta e, come dirò più avanti (a pag. 30), deve essere una forma giovanile della specie del Johnston.

5. *Polydora flava* Claparède.

(Tav. 2 fig. 9.)

P. ciliata var. *minuta* Langerhans (**23**) (nec Grube!); *Leucodorum coecum* Oersted (**4**); *Leucodore coeca* Willemoes-Suhm (**19**); *Polydora Agassizii* juv. Mar. & Bobr. (**20**).

Di un colore rosso-giallo sbiadito, coi tentacoli del tutto scolorati, questa specie manca completamente di pigmento nero, e così pure è sempre mancante delle macchie oculari.

Il lobo cefalico si distingue appena da quello delle specie precedenti; tuttavia, di sovente, i due lobi che lo terminano nella parte anteriore sono meno rotondi, e un poco appuntiti, accennando quasi ad un passaggio alla forma seguente.

Lunghezza del corpo 2 cm. poco più, spessore 1 mm. Tentacoli lunghi come nelle altre specie.

Anche negli esemplari adulti i cirri dorsali del 1° segmento mostrano distintamente le setole normali, delle quali sono forniti i cirri ventrali. Lo stesso dicasi per gli altri segmenti, compreso il 5°.

L'armatura di quest' ultimo, collocata, come sempre, in una infossatura laterale, è formata da 3_1—4_2, raramente 5_1 uncini accompagnati dalle solite lancette; essi mancano di denti accessori, sono un poco ricurvi e poco appuntiti. Ciò non dipende da un consumo della punta, perchè anche nei giovani esemplari e anche negli uncini rudimentali la punta è piuttosto ottusa (fig. 9).

I cirri dorsali ed anche quelli ventrali sono visibili per diversi segmenti dopo il 5°. Le setole dorsali normali sono poco numerose, molto lunghe e si continuano uniformi per tutti i segmenti. A cominciare dal 9°, o al più tardi al 12° segmento, quelle setole normali lunghe e lesiniformi sono accompagnate da un grosso fascio di numerosissime, dritte, corte setole, che arrivano circa ad un terzo della lunghezza di quelle normali e che a mediocre ingrandimento (100—200 d.) compaiono come una macchia oscura alla base del fascio. Per risolverle e vederle distintamente bisogna ricorrere ad ingrandimenti maggiori. Queste setole caratteristiche si continuano per tutti i seguenti segmenti fino a quello anale. Esse sono facilmente caduche, e questo spiega perchè il Claparède non le abbia viste che a cominciare del 20°.

Al 7° segmento le setole normali ventrali sono sostituite dai soliti uncini a cappuccio, che sono solamente 3—4 per ciascun gruppo. Questi uncini nei segmenti che vanno dal 7° al 12° sono sempre accompagnati da una o anche due setole normali. Questo carattere è bonissimo e il solo che mi abbia servito molte volte per distinguere i giovani di questa specie dai giovani della *ciliata*. Spesso anche negli ultimi 4—6 segmenti preanali gli uncini sono accompagnati dalla setola normale.

Le branchie cominciano all' 8° segmento; è dunque questo la sola specie di *Polydora* che ne sia sprovvista al 7°. Nei giovani poi esse cominciano ad essere visibili soltanto al 9° o al 10° segmento; ed anche

negli adulti non sono perfettamente sviluppate che a partire da quest' ultimo. Esse cessano anche più presto che nelle altre specie, perchè mancano di solito per 20, ma spesso anche per 40 segmenti prima di quello anale.

L'ano è piuttosto cilindriforme, lobato soltanto nella parte dorsale e provvisto di caratteristici bacilli (fig. 18) di colore rossastro. Raramente si vede anche una incisura ventrale.

Il numero massimo dei segmenti osservati è di 150.

Come ha già notato il Claparède, questa specie manca, anche in esemplari bene adulti, di pigmento scuro. Tuttavia ho osservato che nei vecchi individui ai due lati del corpo, su per giù in corrispondenza degli organi segmentari, la pelle mostra delle piccole macchie, formate da un pigmento rosso vivo.

Questa specie vive perforante nei gusci di bivalvi morti, a 15—20 metri di profondità, ma si trova di sovente, sebbene in numero scarso, anche nei tuboli delle zolle di *P. ciliata, polybranchia* e *antennata.*

A cagione della grande facilità colla quale si staccano i fasci di setole minute, ed anche perchè esse possono sfuggire ad una osservazione non troppo accurata, questa specie è stata confusa da molti autori antichi e recenti colla *P. ciliata* Johnston (*P. Agassizii* Clpr.). È singolare a questo proposito un errore dei signori Marion & Bobretzky. A pag. 83 del loro lavoro essi dicono di aver osservato nella *P. ciliata* (*Agassizii*) »una dilatazione molto vasta del tubo digerente in corrispondenza del 15° segmento, che costituisce una cavità a pareti muscolari molto spesse. Noi siamo stati sorpresi nel trovare in questo organo, in parecchi piccoli vermi, 4 pezzi duri formanti una specie di armatura. Questi giovani individui appartengono forse ad una specie nuova. In ogni caso questi curiosi organi triturateri meritano ulteriori ricerche.«

Ora ho già detto che, malgrado io abbia esaminato parecchie centinaia di *P. ciliata*, non ho mai trovato quella speciale dilatazione. Invece nella *P. flava* essa esiste sempre, non precisamente al 15°, ma in un tratto compreso fra il 12° e il 18° segmento. Ritengo quindi che i due autori di Marsiglia abbiano confuso le due specie. Attirata la mia attenzione su quella dilatazione, vi aveva scorto di sovente delle piccole granulazioni, ma non mi ero imbattuto ancora nei singolari »organi triturateri«. Finalmente dopo esaminati molti esemplari, ebbi la fortuna d'incontrarmi in un individuo che aveva nell' interno di quella dilatazione quattro corpi, come è raffigurato nella fig. 10. Ma al primo esame mi accorsi che M. & B. avevano

preso un singolare abbaglio. La somiglianza dell' aspetto di quei corpiccioli coi cistoliti vegetali mi fece subito venire il dubbio che si trattasse di un deposito di sostanza minerale. E fatta passare una goccia di acido acetico allungato sotto il coprioggetto, vidi in breve gli organi trituratori dissolversi sotto i miei occhi.

6. *Polydora antennata* Claparède.

(Tav. 2 fig. 11 e 12.)

Colorito giallo uniforme su tutto il corpo, talora di un colore carne smorto (fatta astrazione dal contenuto dell' intestino, che nella parte posteriore talvolta è tutto nero). I tentacoli sono sempre di un colore giallo pallido.

Lunghezza totale del corpo da 2 a 3 cm., spessore 1 mm. circa. Nella parte posteriore il corpo si assottiglia molto di più che nelle altre specie, in confronto della porzione anteriore.

Manca il pigmento nero. Gli occhi sono 4, ed è raro assai che manchino. Il lobo cefalico ha i due lobi terminali appuntiti in modo d'aver l'aspetto di 2 piccole antenne; ma non è raro trovarlo bilobato come in tutte le altre specie. Il lobo cefalico non si avanza tanto dal segmento boccale come è raffigurato dal Claparède (Tav. 21 fig. 3), e non esistono mai i due cornetti ch' egli rappresenta nella suddetta figura e che nella descrizione chiama »delle vere antenne«. Ho potuto esaminare molte centinaia di esemplari, e mai ve le ho trovate; non è possibile ammettere differenza di specie, e sono sicuro che questa che descrivo è identica a quella del Claparède. Non avrei potuto spiegarmi l'errore, invero rilevante, nel quale è caduto l'illustre autore, se non mi fossi accorto di un particolare che m' era a prima vista sfuggito. Il lobo cefalico si prolunga all' indietro, come in tutte le altre specie, fino al 2º o al 3º segmento. Ora nella parte posteriore, subito dietro gli occhi, in tutti gli esemplari di *P. antennata*, al posto della cresta sollevata delle altre specie, si distingue un vero cornetto mediano situato fra la base dei due tentacoli. Deve essere, io credo, questo che ha indotto in errore il Claparède, perchè in qualche esemplare premuto dal coprioggetto il cornetto può essere comparso piegato da un lato e quindi aver fatto credere all' A. che vi fosse un corrispondente cornetto dal lato opposto.

I cirri dei primi quattro segmenti setigeri portano tutti delle setole normali sopra e sotto. Sono pure ben distinti i due fasc normali al 5º segmento, quello dorsale con setole più numerose e

più lunghe. Il Claparède non ha visto il fascio ventrale, e suppone erroneamente che l'armatura di uncini sia ventrale[1]. Invece essa è, come sempre, laterale. Si distingue molto da quella delle altre specie, perchè è formata da numerosi uncini disposti in un fascio a forma di ferro da cavallo colla convessità in basso e le due estremità rivolte verso la parte superiore; internamente agli uncini vi è una serie di lancette con due punte, una poco più elevata dell' altra (fig. 12). Gli uncini sono circa 20 per fascio ed altrettante le lancette.

Il 6° e il 7° segmento mostrano bene il cirro ventrale e quello dorsale: e in tutti e due sopra e sotto si continuano le setole normali. Gli uncini ventrali cominciano soltanto all' 8° segmento, e sono assai numerosi, contandosene da 22 a 24 per ciascun gruppo.

Le setole dorsali continuano uniformi per tutti i segmenti. L'ano è a forma di coppa, bianco, con piccoli bacilli, con due lobi superiormente e quasi sempre due anche dalla parte inferiore.

Il numero massimo dei segmenti, che ho contato, è di 80. In questa specie le setole e gli uncini sono più numerosi e più lunghi che nelle altre.

Il Claparède ha trovato questa specie nelle gallerie di un pezzo di legno perforato dalle *Teredo*. Il Carus (29) capisce male questa frase e dice che questa specie »perfora il legno«. Ciò non è vero. La *P. antennata* vive soltanto nei tuboli sul fondo e sugli scogli a poca profondità. E. come ho già detto, l'ho trovata frequente nelle zolle di tuboli prese davanti al Carmine e davanti al Chiatamone, insieme colla *polybranchia*. colla *ciliata* ecc.

6bis *P. antennata* var. *pulchra* Carazzi.

Devo fare menzione di un bellissimo esemplare trovato vivente da S. Lo Bianco insieme con altre Polidore, e che, per quante ricerche abbia fatto, è rimasto unico.

---

[1] Nessuno più di me è persuaso dei grandi meriti del compianto naturalista ginevrino, al quale la zoologia deve i lavori più importanti che si abbiano sugli anellidi, ma non farà meraviglia a nessuno, che chi viene dopo, trovi da correggere chi è venuto prima; è sempre successo così. Non si deve poi dimenticare per il Claparède una circostanza tutta speciale. Egli sapeva da lunghi anni di dover morire, e i suoi lavori sono una massa così grande di osservazioni raccolta in tempo brevissimo, nelle rare pause di tranquillità fra un accesso di febbre e una emottisi, che davvero si resta colpiti di stupore a pensare ch' egli abbia potuto produrre tanto lavoro, e non può venire in mente ad alcuno di fargli carico se nella fretta gli è sfuggito qualche errore o qualche inesattezza.

Ha le dimensioni di una grossa *antennata*, circa 2 centim., e deve riferirsi a questa specie per gli uncini del 5º segmento, per il cornetto mediano sul lobo cefalico, per la lunghezza delle setole, pel numero degli uncini ventrali, per avere un paio di glandole a lagrima al 6º e al 7º segmento e perchè gli uncini ventrali cominciano all' 8º segmento.

Se ne distingue per il lobo cefalico che è bilobato, arrotondato, come nelle altre specie, e per la coppa anale che manca dell' incisura ventrale. Ma la differenza rilevante sta nella colorazione. Ho già detto che l'*antennata* manca sempre di pigmento nero e che i tentacoli sono scolorati. Ora nell' esemplare in parola abbiamo i tentacoli con 46—50 fasce trasversali nerissime, e lo spazio compreso fra le fasce nere è di un bel color verde. Inoltre il lobo cefalico, il cornetto mediano e i cirri dorsali dei primi segmenti sono perfettamente neri; una larga striscia nera attraversa tutta la parte dorsale dei primi 6 segmenti, e nei 10 seguenti ai due lati del dorso si continuano delle fasce trasversali nere che diminuiscono sempre più per scomparire del tutto al 16º segmento. Si tratta di una varietà dell' *antennata* o di un ibrido fra questa specie e la *ciliata*? Noto che era una ♀ con molte uova quasi mature fra il 10º e il 40º segmento.

Quadro sinottico per la determinazione delle specie del genere Polydora trovate nel Mediterraneo.

Credo che riuscirà di pratica utilità riassumere le caratteristiche delle diverse specie riferendole al metodo dicotomico, per arrivare con facilità alla loro determinazione.

1. Sottogenere *Boccardia* n. Le branchie cominciano al 2º segmento setigero; gli uncini al 5º segmento sono di due sorta. → *Polyd.* (*Boccardia*) *polybranchia* Haswell. pag. 16.

2. Sottogenere *Polydora* Bosc. Le branchie cominciano dopo il 6º segmento setigero e gli uncini del 5º sono di una sola forma.

   3. Le setole ventrali cambiano al 7º segmento.

      5. Esistono quasi sempre gli occhi; le branchie cominciano al 7º segmento.

         7. Le setole dorsali sono tutte semplici. → *Polyd. ciliata* Johnston. pag. 17.

         8. Negli ultimi segmenti le setole dorsali sono trasformate, almeno parzialmente.

            9. Negli ultimi 10—20 segmenti le setole dorsali sono quasi tutte sostituite da uno o due robusti uncini ricurvi. → *Polyd. hoplura* Claparède. p. 20.

            10. Negli ultimi 10—20 segmenti le setole dorsali mancano e sono sostituite da un fascio conico di 12—20 aculei dritti, robusti, triangolari. → *Polyd. armata* Langerhans. p. 21.

      6. Mancano sempre gli occhi; le branchie cominciano all' 8º o al 9º segmento. → *Polyd. flava* Claparède. p. 22.

   4. Le setole ventrali cambiano all' 8º segmento. → *Polyd. antennata* Claparède. p. 25.

Revisione delle altre specie di Polydora finora descritte.

È la parte più improba del mio lavoro; tuttavia la faccio volentieri sperando che ciò costituirà un risparmio non piccolo di tempo a chi vorrà studiare questi anellidi. Fino al Claparède, e non di rado anche dopo, le descrizioni delle singole specie sono così insufficenti, le figure o mancanti o brutte o addirittura non corrispondenti alla descrizione, che riesce difficile riferirle ad una forma determinata. In questi casi io mi credo autorizzato senz' altro a sopprimere le specie create. Lo stesso credo di dover fare per quelle che sono state descritte e figurate su di esemplari osservati solo in alcool oppure su di un esemplare mutilato o compresso dal coprioggetto, e che dalla descrizione risultano mancanti di qualsiasi carattere tale da poterle distinguere dalle altre.

Credo impossibile a chiunque di riconoscere la prima specie nota, che è la *Polydora cornuta* trovata dal Bosc (**2**) a Charlestown, Carolina, sulle coste americane dell' Atlantico del Nord. Vero è che il Claparède nel 1861 (**8**) torna a servirsi di quel nome, ma anche la sua descrizione (si tratta di un lavoro giovanile) non è tale da precisare la specie. Dall' insieme delle sue figure si può ritenere ch' egli si riferisca alla *P. ciliata* del Johnston, tanto più che nel testo dice che »in tutti i segmenti setigeri le setole dorsali sono semplici e filiformi«. Sembra anche che la figura sia fatta da esemplari in alcool. Nel 1838 il Johnston (**3**), dimenticando che Bosc aveva già dato il nome al genere, chiama *Leucodore ciliatus* la specie da lui trovata sulle coste inglesi al livello della bassa marea. Le figure, specialmente quella degli uncini del 5° segmento, sono tutt' altro che esplicative; ma dall' insieme della sua descrizione, dalla migliore illustrazione fattane più tardi dal M'Intosh (**17**), e per le ragioni che ho già addotte sopra a pag. 19, sono persuaso che è la stessa specie descritta dal Claparède a Napoli col nome di *P. Agassizii*. Resta dunque questa *P. ciliata* la prima specie del genere ben conosciuta.

Poco dopo l'Oersted (**4**) fa neutro il genere di Johnston e identifica colla specie inglese il suo *Leucodorum ciliatum*; veramente al 5° segmento egli attribuisce da 11—12 aciculi, ma può darsi che in essi comprenda anche qualcheduna delle lancette che accompagnano gli uncini. Egli fa anche una specie nuova che chiama *L. coecum*, ma credo di poter senz' altro sopprimere questo nome, che molto probabilmente va riferito alla *P. flava* Clp., se si guarda alla figura

ch' egli dà degli uncini del 5° segmento. Quanto al lobo cefalico, esso è disegnato *post mortem* o da un esemplare in alcool. I caratteri importanti poi non sono menzionati. Ricordo a proposito uno strano errore dell' Haswell (**28**): descrivendo la *P. polybranchia* dice che somiglia alla *P. coeca* Oersted avendo »branchias in utraque corporis parte«, frase ch' egli intende citare come dell' Oersted. Orbene, quest' autore nella sua diagnosi del *L. coecum* non ha scritto niente di simile! È il Quatrefages (**11**) che gliela attribuisce erroneamente. Il Leuckart (**5**) trova nel materiale riportato dal prof. Bergmann dall' Islanda una Polidora che descrive per nuova sotto il nome di *Leucodorum muticum*. Anche questa è una specie da distruggere. È fatta con esemplari in alcool da tre anni, e monchi, perchè mancanti dei tentacoli, mancanza che l'A. dà come carattere specifico! Forse si tratta della solita *ciliata*; di questa opinione è anche il M'Intosh. Nel 1855 il Grube descrive una *L. ciliata* var. *minuta*, trovata alla superficie degli scogli cretacei (calcarei) a Dieppe. Anche questa può essere ritenuta come una forma giovanile della *ciliata*. Nel 1861 lo Schmarda (**9**) descrive una *P. socialis* del Cile. Avevo già supposto che si trattasse di una buona specie, perchè l'A. dice che il colore del corpo è verde, e nella descrizione delle Polidore del Mediterraneo ho messo in evidenza come la colorazione, al contrario di quel che potrebbesi credere, sia un carattere di qualche importanza. Tuttavia restavo in dubbio, perchè l'A. nelle sue figure s'era dimenticato di rappresentare gli uncini più importanti, quelli del 5° segmento. Ho potuto risolvere il dubbio grazie alla cortesia del prof. C. Claus che mi ha mandato in esame gli esemplari dello Schmarda, che ancora si conservano nell' Istituto zoologico di Vienna. Ho rappresentato nella fig. 15 gli uncini del 5° segmento, i quali sono ben diversi da quelli delle altre specie conosciute. Mi è parso di vedere ch' essi sono accompagnati dalle lancette, ma non le ho messe nella figura non avendone la certezza; non si deve dimenticare che si tratta di esemplari in alcool da trenta anni.

Keferstein (**10**) dà per *L. ciliata* Johnston la specie che ha trovato a St. Vaast e che avrebbe soltanto 5 paia di branchie. Probabilmente si tratta di esemplari giovanili di quella o di altra specie. Le figure che accompagnano il lavoro non sono invero fatte per illuminarci.

Nella sua grande ed importante opera sulla storia naturale degli anellidi il Quatrefages (**11**) si occupa naturalmente anche delle Polidore. Ma se il lavoro del grande naturalista francese, malgrado

gli errori che contiene, è ancora il punto di partenza necessario per chi vuole avviarsi allo studio dell' anatomia degli anellidi, non si può davvero dire che possa essere di qualche utilità nella parte tassonomica. Restando nell' argomento che è l'oggetto delle mie ricerche, basterà notare ch' egli senza nessuna ragione distingue il genere *Polydora* da quello *Leucodora*. E mentre attribuisce al primo una sola specie, la *cornuta*, per il secondo elenca sette specie. Di tre (*ciliatus*, *coccus*, *socialis*) abbiamo già parlato. Ne rimangono quattro nuove: *nasutus*, *audax*, *Fabricii* e *dubius*. Ma le diagnosi sono tanto insufficenti che a nessuna delle 4 specie è assegnato un solo carattere che la differenzi dalle altre. È necessario quindi sopprimerle tutte e quattro. Un' ombra di dubbio mi rimane soltanto per la prima delle 4 specie, la *L. nasutus*, la quale potrebbe darsi che fosse una forma distinta. Essa infatti dalla descrizione del Q. avrebbe sei segmenti anteriori, branchie dal 6º segmento, setole in due pezzi e quelle ventrali distintamente seghettate. Ma credo che anche questi caratteri sieno erronei.

Per esser sicuri bisognerebbe potere esaminare i tipi raccolti dal Q. stesso, e che si trovano ancora nel Museo di Parigi.

Nel suo lavoro di embriologia l'Agassiz (**13**) accenna brevemente anche alla classificazione. Ritiene che la specie, della quale ha studiato lo sviluppo, sia identica alla *ciliata* Johnston e Keferstein, che identifica anche nella *P. cornuta* trovata dal Claparède in Scozia, e della quale ho già parlato. L'A. però è di parere che la *P. cornuta* originale del Bosc sia una specie diversa; ma ne adduce in appoggio caratteri di nessuna importanza, quali la diversa lunghezza del corpo, del capo e dei tentacoli.

Il Lankester (**16**) vorrebbe fare una specie della Polidora perforante che ha studiato, e la chiama *P. calcarea*; ma ne dà una descrizione del tutto insufficente e delle figure che sono proprio uno sgorbio, così che è necessario sopprimerla senz' altro.

Abbiamo già veduto che delle quattro specie del Claparède (**14**) la prima (*Agassizii*) deve identificarsi colla *ciliata* Johnston, e che le altre tre sono forme ben distinte e riconoscibili, e che io ho ritrovate numerose a Napoli (*hoplura*, *antennata*, *flava*). Nel 1873 Rudolph v. Willemoes-Suhm (**19**) trova alle Feroe una Polidora ch' egli identifica colla *L. coeca*. Ma non ha avuto che esemplari mutilati e ne raffigura la coppa anale alterata dalla compressione! Probabilmente si tratta della *P. flava* Clp.

Il Grube (21) fa una specie *P. fulva*, esaminando dei pezzi in alcool da lungo tempo, e tali da non poter dare un esemplare completo, di una Polidora delle Filippine; e, come se non bastasse, le figure sono di un disegnatore che eseguisce alla rovescia di quel che l'A. descrive. Mi pare di essere autorizzato a sopprimere questa specie, la quale, forse, potrebbe identificarsi colla *socialis* dello Schmarda.

Nei suoi anellidi chetopodi delle coste della Virginia il Webster (22) descrive due specie di *Polydora* come nuove. La prima ch' egli chiama *hamata* è indubbiamente l'*hoplura* del Claparède; vero è che l'A. finisce dicendo che »le rassomiglia, ma che non è identica«, ma non ne dà alcun carattere differenziale, mentre le assegna quelli che sono comuni all' *hoplura*. L'altra specie del Webster è la *P. cocca*, fondata sopra un solo esemplare trovato vivente in una valva di *Anomia*. Nè la descrizione, nè le figure dell' A. accordano a questa specie un solo carattere proprio per poterla distinguere dalle altre: perchè non è certo sufficente quello delle 14 strisce rosso scure sui tentacoli. Per queste ragioni mi credo autorizzato a sopprimere tutte e due le specie in parola.

Nella sua »Wurmfauna von Madeira« il Langerhans (23) descrive accuratamente tre specie di *P.* Identifica la prima alla *L. ciliata* var. *minuta* del Grube. Ma dalla descrizione, per essere stati trovati gli esemplari sopra vecchi gusci di bivalvi e specialmente dalle branchie che cominciano all' 8º, 9º o 10º segmento mi viene il sospetto che si tratti della *P. flava* del Claparède.

La seconda specie, ch' egli dà per nuova col nome già adoperato dal Webster di *hamata*, è anche qui senza dubbio l'*hoplura* del Claparède. L'autore ne riconosce la somiglianza e non le assegna alcun carattere per distinguerla: se non si vuol dare importanza a quello del disco anale che è distintamente quadrilobato, o alla fascia trasversale bruna che si trova talvolta negli uncini ventrali.

È strano che l'A. trovi la sua descrizione concordante con quella della *P. cornuta* Bosc, fatta dal Claparède, piuttosto che con quella della *hoplura*. — La terza specie è fondata su giovani esemplari trovati in numero di sei nelle roccie calcaree presso la spiaggia. È la *P. armata* che ho ritrovato a Napoli, e che ho già dettagliatamente descritta e in parte figurata.

Nello stesso anno il Verrill (24) descrive per nuove due specie dell' America del Nord. Della prima, la *gracilis*, non si può dire niente; è descritta in modo che dimostra l'A. ignaro dei lavori dei suoi predecessori, Claparède compreso: aggiungo che gli uncini in-

cappucciati ventrali sono messi come facenti parte del gruppo di setole dorsali!

Migliore è la descrizione della seconda specie, *P. concharum*; ma è difficile, anche per la completa mancanza di figure, dire se essa è l'*antennata* Clp., alla quale assomiglia per qualche carattere, oppure se è una specie nuova, come appare più probabile. Questa *concharum* sarebbe il gigante di tutto il genere, perchè, secondo l'A., è lunga da 10 a 14 centim., oltre 2—3 cent. di tentacoli. Le branchie sarebbero visibili solo all' 8° segmento e completamente sviluppate nei segmenti seguenti. La specie è perforante.

Un allievo del Möbius, Richard Jacobi, nel 1883 pubblica (25) le sue ricerche anatomiche sulle Polidore del golfo di Kiel, le quali apparterrebbero a due specie: una più grande, che si trova tanto nei tuboli di fango che nei gusci di mollusco, sarebbe la *P. ciliata* Johnston, l'altra più piccola, e che abita solo nei tubi di fango, è una specie nuova, la *P. quadrilobata* Jacobi. Non v'è dubbio che questa dev'essere una buona specie. Oltre alla forma quadrilobata dell' ano, esclusiva a questa specie, noi abbiamo una differenza notevole negli uncini del 5° segmento, i quali sono smussati all' estremità, dove si scorge una sottile lamella. Dalla pubblicazione del Jacobi ho copiato uno di questi uncini alla fig. 17. Secondo l'autore questa specie si trova soltanto nei tuboli di fango e raggiunge 25 mm. di lunghezza. La *ciliata* sarebbe sempre più piccola (non più di 15 mm.) e vivrebbe tanto nei tuboli che nei gusci dei bivalvi. Gli esemplari di questa specie che io ho avuto da Kiel non mostrano differire per niente dalle altre *ciliata*.

In un secondo lavoro il Webster (26) rammenta di aver descritto in una pubblicazione precedente un' altra specie, la *ligni*, vivente nelle valve del *Pecten irradians*, coi tubi situati negli spazi fra le coste della conchiglia.

Io non ho potuto vedere quel lavoro e non sono per conseguenza in grado di dare un giudizio su questa nuova specie, la quale elencherò fra le dubbie.

E in un suo secondo lavoro anche il Verrill (27) descrive una altra specie nuova, la *P. tubifex*. Questa descrizione è molto migliore di quelle già ricordate: ma è ancora assai insufficente e priva di qualunque figura. Tuttavia è da supporre che si tratti di una specie nuova, perchè i quattro occhi sono tutti su di una linea trasversale, e sulla parte dorsale dei primi segmenti vi è una serie di macchie verde-scuro; anche i tentacoli sono color verde-pallido.

Nello stesso anno 1885 l'Haswell (28) trova a Sydney insieme colla *P. ciliata* Johnston un esemplare di una nuova specie, la *polybranchia*, e la descrive senza figurarla. Sopra, a pag. 16, l'ho descritta particolareggiatamente e ho dato anche qualche figura di questa specie da me ritrovata nel Mediterraneo.

Finalmente nel 1891 l'Andrews (31) descrive e figura una *P. commensalis*, come specie nuova. Le sue figure e la descrizione lasciano molto in dubbio se si debba riconoscerla come tale. È certo nuova se, come l'A. dice, gli uncini ventrali cominciano al 12° segmento, ma è questo un cambiamento così strano che c'è da restar dubbiosi, poichè in tutte le Polidore conosciute esso ha luogo al 7° oppure all' 8° segmento. Che si tratti di osservazioni erronee? Devo aggiungere che dall' insieme del suo lavoro l'A. mostra poca conoscenza dell' argomento: non distingue la forma a cappuccio degli uncini ventrali, non conosce i lavori del Claparède, come dimostra la descrizione, ch' egli dà per nuova, dell' organo segmentario ecc. ecc. Così che non mi pare che il mio dubbio possa dirsi una insinuazione. La figura degli uncini del 5° segmento è mal fatta, ma appare ch' essi sono come quelli della *ciliata*.

Sinonimica delle specie ed elenco generale delle specie del genere Polydora.

Come s'è visto, il numero delle specie finora descritte resta di molto diminuito. Alle sei specie del Mediterraneo non possiamo aggiungere con certezza altro che quattro specie; e così l'elenco complessivo delle specie del genere *Polydora* resta il seguente:

1.	*Polydora*	*antennata* Claparède	6.	*Polydora*	*hoplura* Claparède
2.	-	*armata* Langerhans	7.	-	*polybranchia* Hasw.
3.	-	*ciliata* Johnston	8.	-	*quadrilobata* Jacobi
4.	-	*concharum* Verrill	9.	-	*socialis* Schmarda
5.	-	*flava* Claparède	10.	-	*tubifex* Verrill.

Faccio seguire ora un elenco delle specie che sono sinonimiche di quelle sopra indicate, oppure che sono soppresse per le ragioni addotte nel capo precedente.

Polydora	*Agassizii* Claparède		*Polydora*	*fulva* Grube	
-	*commensalis* Andrews		-	*gracilis* Verrill	
-	*cornuta* Bosc		-	*hamata* Webster	

Polydora hamata Langerhans
* - *ligni* Webster
Leucodorum ciliatum Oersted
- *coecum* Oersted
- *muticum* Leuckart
Leucodora calcarea Lankester
Leucodore audax Quatrefages
- *ciliata* Keferstein
Leucodore ciliata var. *minuta* Grube
- *ciliatus* Quatrefages
- *coeca* Willem.-Suhm
- *coecus* Quatrefages
- *dubius* -
- *Fabricii* -
* - *nasutus* -

* Segno con un asterisco le specie che sono rimaste dubbie e che sarebbe utile potere studiare novamente per decidere se sono nuove o no.

Distribuzione geografica delle specie del genere Polydora.

Non v'ha nessun dubbio che, con una revisione diligente dei diversi gruppi animali, il numero enorme delle specie che ingombrano gli archivi della sistematica resterà largamente diminuito. Un attento esame, limitato solo a poche forme, fatto con materiale abbondante, mette subito in evidenza che tante specie non hanno nessun valore, neppur quello di varietà locale. Ben di sovente esse furono create coll' esame d'individui di un solo sesso, oppure di età giovanile, o mutilati, o alterati dalla conservazione, od anche non erano altro che deviazioni individuali dovute a lesioni riportate nel corso della vita, oppure a difetti di accrescimento ecc. ecc.

Per le forme marine si è stati spesso più facili nella creazione di nuove specie, perchè si è voluto per esse procedere nella determinazione con gli stessi criteri che servono per la classificazione degli animali terrestri. Quando uno zoologo trova in un continente una forma che corrisponde a quella di un altro continente, si crede autorizzato, e non a torto, a farne una specie distinta, considerando come importanti anche le piccole differenze che sono, direi quasi, la marca della località, purchè esse vengano constatate in molti esemplari. Negli animali marini parecchi naturalisti sono andati col preconcetto che le forme trovate in un mare diverso, non ancora esplorato, dovessero senz' altro considerarsi come differenti da quelle già descritte. Ora ciò non è giusto, perchè non v'ha dubbio che in generale le forme marine hanno una distribuzione molto più larga di quelle terrestri. E a cagione dell' identità di ambiente e delle piccole differenze nella temperatura, le specie locali non si trovano in mare; mentre sono comuni sulla terra, dove la loro formazione è facilitata dalle notevoli diversità telluriche, climatiche e di alimentazione, anche in distretti fra loro vicini.

Non deve perciò far meraviglia se noi troviamo la stessa specie di *Polydora* in mari diversi; e per conto mio credo che un esame diligente delle specie del genere fuori del Mediterraneo farà ritrovare le specie che vivono qui. Ho avuto occasione di riconoscere la *flava* del Claparède in mezzo ad individui di *ciliata* mandatimi dalla Scozia: e tutte *flava* erano altre Polidore di Plymouth.

Da quello che risulta fino ad oggi, ecco quale sarebbe la distribuzione delle diverse specie:

1. *Polydora ciliata* = Mediterraneo (Adriatico, Ionio, Tirreno); Atlantico (Mar Baltico, del Nord, Mar glaciale, coste degli Stati Uniti, Madera ecc.); Pacifico (Port Jackson).
2. » *armata* = Mediterraneo (Napoli); Atlantico (Madera).
3. » *antennata* = Mediterraneo (Napoli).
4. » *concharum* = Atlantico (coste degli Stati Uniti).
5. » *flava* = Mediterraneo (Tirreno); Atlantico (coste della Gran Brettagna).
6. » *hoplura* = Mediterraneo (Ionio, Tirreno); Atlantico (Madera, Stati Uniti); Pacifico (Double Island).
7. » *polybranchia* = Mediterraneo (Napoli); Pacifico (Port Jackson).
8. » *quadrilobata* = Atlantico (golfo di Kiel).
9. » *socialis* = Pacifico (coste del Cile).
10. » *tubifex* = Atlantico (coste degli Stati Uniti).

Appunti biologici riflettenti due specie di Polydora che vivono sulle ostriche.

Ho ricordato a pag. 5 che il Baster aveva osservato delle Polidore perforanti e viventi nelle rocce e nei gusci di parecchi molluschi. Molto più tardi, nel 1868, il Lankester (16) studiava una *Polydora* ed una *Sabella* che scavano delle gallerie nelle rocce calcaree. Disgraziatamente le figure che dà nella tav. 11, annessa al suo lavoro, sono così mal fatte che non riesce possibile riconoscere neanche lontanamente la specie. Egli la dice quasi identica alla *L. ciliata* e la battezza *L. calcarea*; ma noi sappiamo già che sotto il nome di *ciliata* sono passate tante forme diverse che non sarebbe da stupirsi se la specie del Lankester fosse la *hoplura* Clp. Ad ogni modo, dai disegni dell' A. non vi è dubbio che si tratta di una vera perforazione della roccia compiuta dall' anellide e dovuta (secondo il L.) ad un' azione chimica.

Nello stesso anno il M'Intosh (17) replica al Lankester. È in questa occasione che l'A. fa disegnare con diligenza (eccetto l'errore già notato, delle branchie al 6° segmento) la *P. ciliata* Johnston, la sola specie europea ch' egli ammette. Circa all' agente della perforazione, il M'Intosh fa un' obbiezione di peso, perchè dice di aver trovato delle Leucodore perforanti negli schisti alluminosi. Ma egli non dice se si trattava di vere gallerie fatte dall' animale, oppure di semplici annidamenti nelle fessure tanto frequenti in tali rocce.

Trascurando qualche articolo comparso in giornali inglesi[1] e di poca importanza, noi arriviamo all' Haswell (28) che nel 1885 ricorda di aver osservato parecchie ostriche del fiume Hunter coll' interno del guscio ripieno di fango nero, ivi raccolto dalla *P. ciliata*. Secondo l'A. il danno che l'anellide reca al mollusco è gravissimo.

Più recentemente il Whitelegge (30) si occupa a lungo di questo stesso argomento in una nota comparsa nel 1890.

Sono già parecchi anni che io, osservando le ostriche tenute nei vivai del Golfo della Spezia, vi avevo notato la presenza frequente delle Polidore. E riferirò brevemente quanto ho constatato.

Tanto alla Spezia come a Taranto, sul finire dell' estate e durante l'autunno, si levano dal fondo le fascine che sono state adoperate come collettori e sulle quali trovansi attaccate le giovani ostriche. Queste fascine sono portate in vivaio, tagliate, e quei pezzi cui sono attaccate delle ostrichine vengono infilati nelle corde d'erba che si appendono come lunghi grappoli a delle corde tese orizzontalmente vicino alla superficie.

Per quante ricerche abbia fatte, non ho mai potuto vedere un solo anellide sopra queste ostrichine. Certo adunque non è dal fondo dove erano deposte le fascine che provengono le Polidore che troveremo più tardi sulle ostriche. Si noti infatti che quel fondo è sempre in luogo aperto, distante dalla spiaggia qualche kilometro, e non formato dal fango nero dei porti, ma da un limo giallo-bianchiccio, pulito e povero assai di tubicoli, se ne togli qualche Serpulacea.

È soltanto nell' estate successiva che su quelle ostriche si vedono delle Polidore, le quali devono provenire da altre che si trovavano precedentemente nelle ostriche vecchie depositate nel vivaio medesimo con quelle nuove.

A Taranto nell' autunno tutte le ostriche (escluso beninteso quelle

---

[1] Oliver, A., Centennial Magazine, Sept. 1889, pag. 134—148. Huxley, English Illustrated Magazine, 1884.

delle fascine ritirate allora) sono infestate da numerose Polydore: è raro trovare un esemplare che ne sia sprovvisto, ed è frequente invece rintracciarne fino a dieci ed anche venti individui in una sola ostrica. La specie è quasi sempre la *P. hoplura* Claparède, rara la *ciliata*.

Anche in quelle della Spezia si trovano le due specie, ma in numero più scarso; ed anche qui l'*hoplura* molto più facilmente che la *ciliata*. È probabile che sia stato io stesso ad inquinare le nostre, trasportando da Taranto alla Spezia grandi quantità di ostriche.

Al Lago Fusaro (presso Pozzuoli) le ostriche nate e cresciute nel lago hanno non di rado la *P. hoplura*; la quale anche qui potrebbe essere stata trasportata da Taranto col mezzo delle ostriche che da quest' ultima città venivano portate e tenute in deposito nel lago. Ma ho ricordato altrove che, come già il Claparède, anch' io ho ritrovato la *hoplura* vivente sui balani nel golfo di Napoli.

Anche le ostriche tenute a fondo nelle lagune presso Venezia sono infestate da questo verme, ma in tutti gli esemplari che io ho esaminato avevano sempre la *P. ciliata*. Ed è soltanto questa specie ch' ebbi, come trovata sulle ostriche di Trieste, dal dott. A. Valle.

Finalmente, in parecchie ostriche speditemi da Arcachon (Bordeaux), nel febbraio ora passato, constatai qualche raro esemplare di *P. hoplura*.

Come risulta da quanto ho esposto, sono due adunque, e non una, come era stato detto fino ad oggi, le specie di *Polydora* che vivono sulle ostriche. E sono molto diverse le abitudini (e per conseguenza gli effetti della loro convivenza col mollusco) della *hoplura* e della *ciliata*. Questo fatto importante ci darà una spiegazione soddisfacente del disaccordo che esiste fra gli autori i quali si erano occupati dell' argomento.

La *P. hoplura* è una specie veramente perforante, che si scava delle gallerie nello spessore del guscio dell' ostrica. Al Whitelegge essa è sfuggita completamente, malgrado si trovi anche nelle ostriche di Sydney, come io ebbi occasione di vedere in alcuni gusci che mi furono spediti, e come risulta del resto dalla fig. 9 della tav. 6 del lavoro pubblicato dal Whitelegge, figura che rappresenta la galleria di una *P. hoplura*, ma ch' egli riferisce erroneamente ad una *P. ciliata*.

Non avendo continuato le sue osservazioni che su questa ultima specie, persuaso anzi che questa sola viva sulle ostriche, il Whitelegge nega la perforazione delle Polidore ricordata dagli autori

inglesi: ma non ho il minimo dubbio ch'egli abbia torto nel volere generalizzare le sue osservazioni, esatte del resto per la *P. ciliata*.

La *P. hoplura* si comporta in modo assai diverso. Una volta che un giovane verme di questa specie si è fissato su di un' ostrica, esso comincia a costruire una galleria a foggia di U e che alle due aperture si continua con due tuboli di fango perfettamente simili a quelli già descritti per tutte le specie del genere. La *hoplura*, a differenza della *ciliata*, può trovarsi in un punto qualunque dell' ostrica, anche assai lontano dal margine. S'intende che le due aperture ravvicinate della galleria sono sempre sulla parte esterna del guscio. Nelle ostriche allevate sulle fascine è frequente il caso che due o tre restino attaccate fra di loro vicino al cardine e per una buona porzione del guscio; orbene, la *P. hoplura* sta più facilmente che in qualunque altro punto, nello strato calcareo compreso fra le due o tre ostriche attaccate. Probabilmente viene scelta quella porzione, perchè ivi è più facile che si mantenga raccolto il fango che l'acqua deposita sul guscio. Staccando a forza quelle ostriche si scorge spesso mezza galleria su di un guscio e mezza sull' altro. Del resto una riprova che le Polidore si scelgono liberamente il posto, senza bisogno della corrente d'acqua fatta dall' ostrica (come sostiene il Whitelegge), l'abbiamo nella *P. armata*, che si scava una galleria nel guscio dei bivalvi morti e giacenti sul fondo del mare da molto tempo, in condizioni tali da togliere il dubbio che il verme fosse su quelle conchiglie quando il mollusco era ancora in vita.

A scanso di equivoci escludo assolutamente che le Polidore vadano sul guscio e lo perforino, per poi nutrirsi dell' ostrica come fanno ad esempio tanti gasteropodi (*Murex*, *Natica*, *Urosalpinx*). Alcune Polidore preferiscono vivere sulle valve di molluschi viventi, perchè vi trovano una dimora opportuna in quanto facilita loro l'alimentazione; ci sono adunque come commensali. E se recano danno all' ospite, se ne cagionano spesso la morte, lo fanno senza loro utile, anzi a loro scapito.

La *hoplura* è la causa diretta della morte dell' ostrica, quando, come ho potuto osservare non di rado e come ha constatato anche l'Oliver (ed ha torto il Whitelegge di negare che ciò avvenga), il verme, scavando la sua galleria, arriva vicino alla superficie interna del guscio in quel tratto che corrisponde all' inserzione del muscolo adduttore. Continuando il suo lavoro l'anellide finisce col giungere a contatto del muscolo, e non potendo ivi l'ostrica secernere uno strato novello di guscio, perchè in corrispondenza dell' inserzione del

muscolo manca il mantello. avviene necessariamente che il muscolo si stacca e il mollusco non può più chiudersi, rimanendo in breve preda dei suoi tanti nemici.

Anche all' infuori di questo caso, del resto non molto frequente, l'*hoplura* è di danno all' ostrica. Continuando la sua azione perforatrice, essa finisce prima o poi col trapassare il guscio e giungere a contatto del mantello. Il quale, irritato, difende l'animale col secernere uno straterello di sostanza madraperlacea. Ma anche questo nuovo strato può venire forato, e il mollusco deve secernerne un altro. Se la cosa si ripete molte volte e se le *hoplura* sono numerose, si capisce che l'ostrica soffra per un simile eccesso di lavoro e finisca anche col morirne.

Ma nel maggior numero dei casi la prognosi non è così infausta. Le ostriche soffrono di più dalla presenza del verme nella calda stagione, quando la temperatura dell' acqua è molto elevata; è allora che esse sono più deboli, magre e vuote per avere emesso gli embrioni ed è anche allora che il loro mantello è inattivo. Infatti nè durante l'estate nè durante l'inverno si osserva accrescimento nell'orlo dell' ostrica; mentre invece esso cresce rapidamente in due periodi dell' anno che corrispondono alla primavera e all' autunno avanzato. Per converso è d'estate che le Polidore sono più attive e rigogliose; esse ingrandiscono in questo tempo la galleria per preparare il posto necessario alle numerose uova che depongono a gruppi ravvolgendo poi il tutto dentro una pellicola.

Se l'ostrica ha resistito in questo tempo ai danni recatile dal verme, col rinfrescarsi delle acque si rimette in breve del tutto. Il mantello secerne attivamente nuovi strati di guscio; in un solo mese il margine tutto intorno cresce più di un centimetro, e l'animale, riprese tutte le sue forze, mette fra il suo corpo e il verme un grosso strato calcareo.

D'inverno le Polidore sono poco attive, e a primavera l'ostrica ha il suo secondo e più forte periodo di attività. Il guscio cresce, direi quasi, a vista d'occhio, e l'azione del verme non è più temuta. Esso continuerà a vivere sull' ostrica, ma ridotto ormai ad un innocuo commensale.

Tutt' insieme, il danno recato alle ostriche dalla *P. hoplura*, specialmente alla Spezia, è limitato a poca cosa; diventa più sensibile a Taranto. Anche ad Arcachon il danno arrecato dal verme ai parchi non deve essere grave, perchè non lo vediamo neanche menzionato fra i nemici delle ostriche in nessuno dei tanti manuali d'ostricultura.

Io non avrei potuto spiegarmi i danni rilevanti, che secondo il Whitelegge le Polidore recano ai parchi australiani, se non avessi avuto occasione di visitare i parchi d'ostriche dell' estuario veneto, situati precisamente in qualche valle fra Venezia e Chioggia. Qui le ostriche sono tenute a crescere sul fondo all' uso francese, inglese ed australiano. Questo fondo è costituito in parte da una specie di sabbia e di fango ch' è tutto detrito di conchiglie, e in parte da una torba che risulta dagli abbondanti vegetali viventi in quei bassifondi. Avendo domandato se nelle ostriche si trovavano mai dei piccoli vermi, mi fu risposto negativamente; ma mi si disse che le ostriche erano spesso danneggiate anche gravemente dal male della torbiera, nome che si dà in dialetto veneziano al fango di quei fondi. Non dubitai un momento che doveva trattarsi degli accumulamenti descritti e figurati diligentemente nel lavoro più volte menzionato del Whitelegge, e infatti appena aperta qualche ostrica proveniente dalla parte del parco meno profonda e con un fondo molle, vidi gli accumulamenti di fango (mud patch) caratteristici, e mi fu facile trovare nell' interno di essi delle Polidore, che esaminate constatai appartenere tutte alla *ciliata*, mentre non potei vedere una sola *hoplura*.

Il danno che la *ciliata* fa alle ostriche deposte sul fondo delle lagune venete è rilevante. Se vi furono frequenti burrasche che, smuovendo di continuo l'acqua, la mantennero fangosa, e se la stagione fu propizia alla riproduzione delle Polidore, esse invadono in numero stragrande le ostriche e, fissandosi in vicinanza del margine del guscio, vi ammucchiano il fango, dal quale l'ostrica cerca di difendersi secernendo nuovi strati di guscio. Ma l'inquinamento continua e con esso l'irritazione e il soverchio lavoro del mantello dell'ostrica, che ne rimane così spossata e dimagrata da morirne, o per esaurimento o per non avere più la forza di resistere ai suoi nemici. Anch' io, come il W., ho constatato che il verme abbandona il guscio dell' ostrica appena questa è morta.

Qualche anno, per es. nel 1890, la *ciliata* ha prodotto nei parchi d'ostriche dei danni sensibilissimi, quanto quelli cagionati da un rigido inverno. Ed anzi per gli ostricultori veneti i nemici temuti si riducono appunto a questi due: il freddo e il mal della torbiera, che, come s'è visto, è prodotto dalla *ciliata*.

A cagione della sua scarsità questa specie alla Spezia e a Taranto può dirsi innocua; e si deve ritenere che vi sia scarsa perchè s'adatta malamente a vivere sospesa nell' acqua profonda, mentre predilige

dimorare sul fondo stesso e a poca altezza d'acqua, come fa nelle lagune venete e nei parchi australiani.

Quanto al modo col quale il verme entra nell' ostrica e ai danni che le arreca, rimando il lettore a quanto ne scrive il Whitelegge e alle tav. 5 e 6 che accompagnano il suo lavoro. Non ho nessun dubbio sulla esattezza delle osservazioni dell' autore surricordato, il quale non ha errato se non quando ha voluto generalizzare e negare quello che altri aveva osservato esattamente; e questo, perchè egli non ha avuto sottocchio che la *ciliata* ed ha trascurato l'*hoplura*, la quale, da quanto ho detto più sopra, ha abitudini assai diverse da quelle della prima specie[1].

Resterebbe ora da prendere in esame un' altra questione. Constatato che la *P. hoplura*, come non c'è dubbio, perfora veramente la sostanza calcarea, qual' è l'agente di questa perforazione?

Il Claparède notava già che l'armatura speciale dei fasci dorsali degli ultimi 10—20 segmenti della *hoplura* potrebbe riferirsi alle sue abitudini perforanti. E il fatto acquista maggior probabilità se pensiamo che la seconda specie perforante del genere, cioè l'*armata*, è anch' essa provvista di una speciale armatura nei fasci dorsali, armatura che manca alle altre quattro specie del genere (*antennata*, *flava*, *ciliata* e *polybranchia*), nessuna delle quali è perforante.

Si tratterebbe adunque di un' azione meccanica, e di questa opinione era, come abbiamo già visto, anche il M'Intosh. Il Lankester e il Whitelegge invece ammettono che il verme possieda

[1] Per maggior chiarezza riporto qui alcuni brani, i più importanti, della pubblicazione del Whitelegge: »Il giovane verme nuota nell' ostrica aperta e si fissa colla testa al margine del guscio .... comincia a costruire un tubo e a raccogliere grande quantità di fango .... il quale è subito coperto dall' ostrica con un sottile strato della materia componente il guscio, e se l'ostrica è sana, il deposito è fatto rapidamente, ... se è malata il deposito è lento e il verme raccoglie un gran mucchio di fango prima che lo strato sia solidificato. .... Le sezioni del guscio esaminate attentamente convincono che l'aspetto da esse presentato può essere spiegato senza supporre che il verme deliberatamente fori un' apertura nel guscio solido .... La superficie del guscio raramente mostra qualche solco, eccetto vicino all' orlo. Le parti più vecchie delle valve sulle quali il verme vive mostrano solchi di una certa profondità.... I solchi sono più profondi vicino agli orli e vanno diminuendo verso l'interno.... In venti casi in cui i giovani vermi erano entrati da poco tempo il verme era circondato da vistose porzioni di fango e da una sottile membrana ricoprente, depositata dall' ostrica. Nel levare questo fango la superficie vecchia del guscio era completamente liscia, senza la minima traccia di solco. ... La mia opinione è che il verme non fa perforazione nella sostanza del guscio in tutto lo stretto senso della parola.«

una secrezione acida, la quale intacca le rocce calcaree. Fu detto anche che le glandole a lagrima del Claparède potevano essere le produttrici dell' acido. Io credo che non si possa ancora affermare niente con sicurezza: e del resto potrebbe darsi che la perforazione fosse in parte meccanica e in parte chimica. Quanto alle glandole a lagrima devo notare ch' esse non sono esclusive alle specie perforanti, ma che si trovano in tutte le Polidore e sempre bene sviluppate; anzi, dove sono più vistose è nella *Polydora antennata* che non ho mai trovato sulle rocce o sui gusci di bivalvi, ma soltanto nei tuboli di fango e sabbia.

Se questa ragione ora esposta è piuttosto contraria all' azione chimica, devo d'altra parte ricordare che le Polidore perforanti furono rinvenute da tutti gli osservatori sulle rocce calcaree, o sui gusci di molluschi. Vi è una sola eccezione, quella ricordata già del M'Intosh, il quale avrebbe trovato delle Polidore nelle rocce alluminose: ma la sua osservazione è insufficente: egli non dice infatti se si trattava di una vera galleria, oppure di una cavità o fessura nella quale il verme poteva annidarsi.

Riassumendo le cose dette in questo capitolo possiamo dire: che sulle ostriche vivono due specie di Polidora, la *ciliata* e l'*hoplura*; la prima danneggia anche gravemente le ostriche, la seconda molto meno; questa è una specie veramente perforante, quella invece penetra nell' interno dell' ostrica, quando l'animale ha le valve socchiuse, e s'annida in vicinanza del margine accumulando intorno a sè una grande quantità di fango. Non si può affermare se la perforazione dell' *hoplura* (e della *armata*) è dovuta ad un agente meccanico o ad uno chimico, e non sarebbe difficile che si compiesse per opera dell' uno e dell' altro.

Il nome di parassita applicato alle Polidore è inesatto: esse piuttosto devono essere contate fra i tanti anellidi commensali dell'ostrica, ritraendo dal vivere su di essa il doppio vantaggio di una continua corrente d'acqua che facilita loro l'alimentazione, e di una sicura dimora.

Bibliografia.

1. Baster, Opuscula subseciva. Haarlem 1759—65 Tomus 2 p. 134, tav. 12 f. 11.
2. Bosc, Hist. nat. des Vers. Tome 1 Paris 1803 p. 151 tav. 5 f. 7.
3. Johnston, Miscell. Zool., III. The British Ariciadae. Vol. 2 London 1838 p. 63—73.

4. Oersted, Zur Classification der Annulaten. in: Arch. Naturg. 1844 p. 99—112 tav. 2, 3.
5. Leuckart, Zur Kenntnis der Fauna von Island. ibid. 1849 p. 200.
6. Grube, Die Familien der Anneliden Berlin 1851 p. 67.
7. —— Beschreibung neuer oder wenig bekannter Anneliden. in: Arch. Naturg. 1855.
8. Claparède, Recherches anatomiques sur les Annélides, Turbellaires etc. Genève 1861 p. 47.
8bis. Idem. Über *Polydora cornuta* Bosc. in: Arch. Anat. Phys. 1861.
9. Schmarda, Neue wirbellose Thiere. 2. Bd. Leipzig 1861 p. 64—65 tav. 26 f. 209.
10. Keferstein, Untersuchungen über niedere Seethiere. in: Zeit. Wiss. Z. 12. Bd. 1862 p. 116.
11. Quatrefages, Histoire naturelle des Annelés. Tome 2 Paris 1865 p. 296.
12. Johnston, A catalogue of the British non-parasitical Worms. London 1865 p. 204 e tav. 18.
13. Agassiz, On the young stages of a few Annelids. in: Ann. Mag. N. H. (3) Vol. 19 1867 p. 242.
14. Claparède, Les Annélides Chétopodes du Golfe de Naples. Genève 1867 p. 314 e seg. tav. 21 e 22; et Supplément, Genève 1870.
15. Malmgren, Annulata polychaeta etc. in: Öfv. Svenska Vet. Akad. Förh. 1867. No. 4 p. 203.
16. Lankester, On Lithodomous Annelids. in: Ann. Mag. N. H. (4) Vol. 1 1868 p. 233.
17. M'Intosh, On the boring of certain Annelids. ibid. 1868 p. 276.
18. Möbius, Die wirbellosen Thiere der Ostsee. Kiel 1873.
19. Willemoes-Suhm, Über die Anneliden an den Küsten der Faer-Oeer. in: Zeit. Wiss. Z. 23. Bd. 1873 p. 348.
20. Marion & Bobretzky, Etudes sur les Annélides du Golfe de Marseille. Paris 1875 p. 83.
21. Grube, Annulata Semperiana etc. Petersburg 1878 p. 187.
22. Webster, On the Annelida Chaetopoda of the Virginian coast. in: Trans. Albany Inst. Vol. 9 1879 p. 51.
23. Langerhans, Die Wurmfauna von Madeira. III. in: Zeit. Wiss. Z. 34. Bd. 1880 p. 91.
24. Verrill, Notice of recent additions to the marine Invertebrata of the Northeastern coast of America Part 1. in: Proc. U. S. Nation. Mus. Vol. 2 1880 p. 174.
25. Jacobi, Anatomisch-histologische Untersuchung der Polydoren der Kieler Bucht. Weißenfels 1883.
26. Webster, The Annelida Chaetopoda from Massachusetts. in: Ann. Rep. Commiss. Fish and Fisheries for 1881. Washington 1884.
27. Verrill, Notice of recent additions [etc.] Part 5. in: Proc. U. S. Nation. Mus. Vol. 8 1885 p. 438.
28. Haswell, Jottings from the biological laboratory of Sydney University. in: Proc. Linn. Soc. N.-S.-Wales Vol. 10 1885 p. 273.
29. Carus, Prodromus Faunae Mediterraneae. Pars 1. Stuttgart 1885.
30. Whitelegge, Report on the Worm disease affecting the oysters on the coast of New South Wales. in: Rec. Austral Mus. Sydney Vol. 1 1890 p. 41.
31. Andrews, A commensal Annelid. in: Amer. Natural. Vol. 25 1891 p. 25.

Spiegazione della tavola 2.

(I contorni sono disegnati alla camera lucida di Abbe.)

Fig. 1. Porzione anteriore di *Polydora polybranchia* Haswell; non è rappresentata la colorazione verdastra propria di questa specie. *Br* branchie. Koristka obb. 1, oc. 1, tubo 120.

Fig. 2. Fascio di uncini del 5° segmento di *P. polybranchia* Hasw. Koristka obb. 4, oc. 2, tubo 160.

Fig. 3. Alcuni uncini della stessa, isolati. Koristka 4. 2. 180.

Fig. 4. Parte anteriore di una grossa *P. ciliata* Johnston, per far vedere la disposizione delle macchie di pigmento nella parte dorsale. I tentacoli sono stati tolti. Koristka 1. 1. 120.

Fig. 5. Armatura di uncini del 5° segmento di *P. ciliata*. Zeiss DD, 2, tubo 160.

Fig. 6. Armatura di uncini del 5° segmento di *P. hoplura* Clp. Stesso ingrandimento del precedente (Zeiss DD. 2. 160), per far vedere la differenza di robustezza e di spessore degli uncini.

Fig. 7. *a*, due uncini dei fasci dorsali di *P. hoplura* Clp. Koristka 4. 3. 120. In *b* è rappresentato l'uncino della stessa specie come è figurato dal Claparède (tav. 22, fig. 2 *c*).

Fig. 8. *a*, armatura di uncini del 5° segmento di *P. armata* Langerhans; Koristka 7. 3. 120; *b* fascio dorsale di setole della *P. armata*, sono rappresentate solo quelle della parte anteriore per evitare confusione di linee. Koristka 7. 3. 160. Vedi la differenza colle figure del Langerhans (tav. 4 fig. 5). Preparando un esemplare sul portaoggetti, a cagione della pressione, il fascio dorsale non resta più in posto, come è sul vivente e come io ho raffigurato, ma le setole si distendono tutto intorno, come un fascio di spini in una pianta.

Fig. 9. *a*, fascio di uncini del 5° segmento di *P. flava* Clp. Zeiss DD. 2. 180; *b* fascio dorsale con alcune setole normali e il gruppo delle piccole setole. Koristka $^1/_{15}$". 2. 120.

Fig. 10. Ispessimento dell' intestino di *P. flava* fra il 12° e il 20° segmento. Nell' interno si vedono quattro depositi di sostanza minerale, che da Marion & Bobretzky furono creduti organi trituratori. Zeiss DD. 2. 120.

Fig. 11. *a* parte anteriore di *P. antennata* Clp. Koristka 1. 1. 120; in *b* ho messo un lucido della figura del Claparède (tav. 21 fig. 3) che rappresenta pure una testa di *antennata*, ma in modo errato.

Fig. 12. Uncino (*a*) e lancetta (*b* dell' armatura del 5° segmento di una *P. antennata*; Zeiss DD. 2. 120. Accanto è figurato schematicamente il 5° segmento di una *antennata* visto lateralmente, per mostrare la disposizione a ferro di cavallo dell' armatura; esternamente (*a*) sono gli uncini, al didentro (*b*) le lancette.

Fig. 13. Uncino del 5° segmento di *P. hoplura* visto di fianco. Zeiss A. 2. 155.

Fig. 14. Uncino incappucciato dei fasci ventrali di *P. ciliata*. Zeiss DD. 2. 150. Questi uncini nella forma sono identici in tutte le specie.

Fig. 15. Armatura del 5° segmento di *P. socialis* Schmarda. Zeiss A. 2. 180. Le lancette non sono rappresentate, ma probabilmente esistono.

Fig. 16. Larva di *P. hoplura*. Koristka 1. 2. 180.

Fig. 17. Uncino e lancetta del 5° segmento di *P. quadrilobata*, copiati dal Jacobi.

Fig. 18. Coppe anali: *arm* = *armata*, *pol* = *polybranchia*, *hopl* = *hoplura*, *fl* = *flava* (viste di fianco), *ant* = *antennata* (vista dal di sopra), *quadr* = *quadrilobata* secondo il Jacobi (vista dalla parte inferiore), *cil* = *ciliata* (vista dalla parte dorsale).

Studien zur Phylogenie der äufseren Genitalien bei Wirbelthieren.

I. Theil.

Von

Dr. A. Ostroumoff
in Sebastopol.

Mit Tafel 3 und 4.

Verschiedene Umstände zwangen mich dazu, die Studien zur Phylogenie der äußeren Genitalien bei Wirbelthieren, welche ich im Jahre 1889 auf Anrathen von Herrn Prof. Dohrn in Neapel begonnen hatte, im Jahre 1890 zu unterbrechen. Gegenwärtig habe ich meine Notizen und Zeichnungen, welche seit jener Zeit in meinem Portefeuille aufbewahrt wurden, in Ordnung gebracht und halte es für möglich, den ersten Theil meiner Untersuchungen, und zwar einen kleinen Beitrag zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Kloake bei den Selachiern (*Pristiurus melanostomus*) und Eidechsen (*Lacerta muralis*) zu veröffentlichen.

Zuerst wies van Wijhe[1] und etwas später Kastschenko[2] die Bildung des Embryonalafters bei Selachiern nach. Van Wijhe nennt ihn Blastoneuroporus, Kastschenko beschreibt ihn folgendermaßen (pag. 455): »Die lateralen Schenkel der paarigen Caudalwülste nähern sich allmählich an der ventralen Seite des Embryo einander, und wenn die Medullarwülste an der dorsalen Oberfläche verwachsen, greift der Verwachsungsprocess auch auf die angrenzenden Caudal-

[1] Neederl. Staatscourant 1887; Anat. Anzeiger 3. Jahrg. 1888 pag. 74.
[2] Anat. Anzeiger 3. Jahrg. 1888 pag. 445.

wülste über. Durch das Verwachsen der ersteren wird das Medullarrohr und durch das Verwachsen der letzteren der Canalis neuroentericus und der Hinterdarm [sic!] gebildet. Der letztere erscheint also als unmittelbare Verlängerung des Medullarrohres: was aber den Canalis neuro-entericus betrifft, so muss derselbe seiner Entstehungsweise nach als nichts Anderes als ein abgeschnürter Theil des Blastoporus betrachtet werden. Weiter vorwärts bleibt das Lumen des Hinterdarmes [sic!] noch einige Zeit lang ventralwärts nach außen geöffnet, aber nachher verwächst auch diese Öffnung und erst bedeutend später erscheint an derselben Stelle der After.«

In diese genügend exacte Beschreibung ist es nothwendig, eine Correctur hineinzubringen: der Theil des Verdauungstractes zwischen Canalis neurentericus und After ist kein Hinter-, sondern ein Schwanzdarm, weil wir den anderen Theil des Verdauungstractes, welcher gleich vor dem After oder der Kloake liegt, den Hinterdarm nennen. In einem meiner früheren Aufsätze[1] wies ich auf die eigenthümliche Art der Bildung des Schwanzdarmes im Vergleich zu dem Hinterdarme hin. Es besteht ein wesentlicher Unterschied in der Bildung der beiden Theile, welcher davon abhängt, dass die Wände jener Rinne, welche sich zum Verdauungstract schließt, im Schwanzdarme in das Ektoderm des Schwanzes (Taf. 3 Fig. 2), im Hinterdarme in das Ektoderm des Keimscheibenrandes (Fig. 3) übergehen. Bei dem Schluss der Rinne im Schwanztheile berühren sich auf der Bauchseite Ekto- und Entoderm (Fig. 1), und erst später erscheint zwischen beiden Blättern das Mesoderm (Fig. 5) in der Region des ventralen Flossensaums des Schwanzes, d. h. hinter der Kloake. Der Schluss der Rinne in der Region des Hinterdarmes dagegen ist mit einer Reihe von Abschnürungen verbunden (Fig. 4): zuerst schnürt sich das Entoderm, darauf unter demselben das Mesoderm und endlich das Ektoderm ab, so dass von Anfang des Schlusses an zwischen die beiden Grenzblätter sich das Mittelblatt hineinschiebt. Dabei resultirt nur eine kleine Strecke längs der Bauchlinie, wo kein Mesoderm vorhanden ist, nämlich auf der Grenze zwischen dem Hinterdarm und dem Beginn des Schwanzflossensaumes. Diese Strecke nenne ich Rhaphe cloacalis oder Kloakalnaht, weil hier später eine enge Berührung des Ekto- und Entoderms stattfindet und der entsprechende Abschnitt des Darmes sich in die Kloake verwandelt.

[1] Über den Blastoporus und den Schwanzdarm bei Eidechsen und Selachiern. in: Z. Anzeiger 12. Jahrg. 1889 pag. 364.

An dem hinteren Rande der Kloakalnaht ist die Theilung des Schwanzdarmes in zwei Abschnitte. die Kloake und den von allen Seiten von Mesoderm umschlossenen Postanaldarm, zu bemerken (Fig. 6).

Aus dem Obigen ist leicht zu ersehen, dass die Kloake sich auf Kosten des vorderen Theiles des Schwanzdarmes bildet und die Kloakalnaht denjenigen Punkt andeutet, wo sich der Embryonalafter oder Blastoneuroporus befindet und wo später der definitive After auftritt.

Balfour schreibt über die Entwicklung des definitiven Afters bei den Selachiern Folgendes[1].

»The point where the anus, or more precisely the external opening of the cloaca, will be formed, becomes very early marked out by the approximation of the wall of the alimentary tract and external skin. This is shewn for stages H and I in Pl. VI *an*.

Between stages I and K the alimentary canal on either side of this point, which we may for brevity speak of as the anus, is far removed from the external skin, but at the anus itself the lining of the alimentary canal and the skin are in absolute contact. There is, however, no involution from the exterior, but, on the contrary, the position of the anus is marked by a distinct prominence. Opposite the anus the alimentary canal dilates and forms the cloaca.

During stage K, just in front of the prominence of the anus, a groove is formed between two downgrowths of the body-wall. This is shewn in Pl. XI fig. 9*a*« . . . . . .

» Nothing very worthy of note takes place in connection with the cloaca till stage O. By this stage we have three important structures developed. (1) An involution from the exterior to form the mouth of the cloaca or anus. (2) A perforation leading into the cloaca at the hind end of this. (3) The rudiments of the abdominal pockets. All of these structures are shewn in Pl. XVIII fig. 1*a*, 1*b*, 1*c*.

The mouth of the cloaca is formed by an involution of the skin, which is deepest in front and becomes very shallow behind (Pl. XVIII, fig. 1*a*, 1*b*). At first only the mucous layer of the skin takes part in it, but when the involution forms a true groove, both layers of the skin serve to line it. At its posterior part, where it is shallowest, there is present, at stage O, a slit-like longitudinal perforation, leading into the posterior part of the cloaca (Pl. XVIII fig. 1*c*)

[1] Development of Elasmobranch Fishes. London 1878 pag. 221—223.

and forming its external opening. Elsewhere the wall of the cloaca and cloacal groove are merely in contact but do not communicate« . . . . .

»All the structures of the adult cloaca appear to be already constituted by stage O, and the subsequent changes, so far as I have investigated them, may be dealt with in very few words. The perforation of the cloacal involution is carried slowly forwards, so that the opening into the cloaca, though retaining its slit-like character, becomes continuously longer; by stage Q its size is very considerable. The cloacal involution, relatively to the cloaca, recedes backwards. In stage O its anterior end is situated some distance in front of the opening of the segmental duct into the cloaca; by stage P the front end of the cloacal involution is nearly opposite this opening, and by stage Q is situated behind it.«

Diese Beschreibung kann nur in dem ersten Theile bis zum Stadium O ganz richtig genannt werden. In ihrem Rest sind vollkommen verschiedene Bildungen vereinigt: prominence of the anus, cloacal groove und cloacal involution. Letztere nimmt durchaus keinen Antheil an der Bildung der definitiven Kloakalöffnung.

Wenden wir uns jetzt zu den Thatsachen, welche meine Präparate demonstriren.

Die von Balfour für die früheren Stadien angegebene Annäherung der beiden Blätter in der Kloakalgegend ist das, was ich oben die Kloakalnaht nannte. In ihrem vorderen Theile ist eine Vertiefung und in dem hinteren Theile eine Erhöhung (prominence of the anus). Die Vertiefung hängt davon ab, dass das Ektodermblatt sich wie eine Längsplatte einstülpt. Taf. 3 Fig. 7 *cl* zeigt den vorderen Rand dieser Platte im Querschnitte auf dem Stadium K. Fig. 6 zeigt die Kloake und die Kloakalerhöhung am hinteren Rande aus derselben Schnittserie, von welcher die eben erwähnte Figur stammt. Später ist wie die Vertiefung so auch die Erhöhung schwächer ausgeprägt und verändert sich je nach dem Zustande des Präparates (vgl. meine Fig. 8 und 11 und bei Balfour Taf. 18 Fig. 2). Übrigens erscheint dieser Unterschied am vorderen und hinteren Rande der Kloakalnaht auch in den letzten Entwicklungsstadien manchmal sehr scharf (Fig. 13 *r* und 12).

Die Kloakalöffnung oder der After entsteht in Folge der Durchlöcherung an dem hinteren Rande der Kloakalnaht. Dabei findet keine Ein- oder Ausstülpung des Blattes in diese Öffnung statt, so dass die Kloake sich direct auf der Oberfläche des Ektoderms öffnet. Das beweist ein Vergleich von Fig. 9 und 10 aus derselben Schnittserie.

Die kloakale Einstülpung (Balfour's involution) giebt die oben erwähnte ektodermale Platte (Fig. 7, 11, 13 *vl*). Die Figuren 11 und 13 zeigen auch, dass gleichzeitig mit der Ektodermplatte sich auch die untere Wand des Verdauungstractes in Form eines Hügels oder einer unvollständigen Zwischenwand an der Grenze des Hinterdarmes und der Kloake erhebt. Zweifelsohne geht die Entwicklung dieser Zwischenwand unter wesentlicher Theilnahme des wachsenden Mesenchyms vor sich. Die Zwischenwand nenne ich Septum cloaco-rectale[1].

Die Ektodermplatte besteht von Anfang an nur aus zwei fest an einander gefügten Ektodermblättchen. Bei einem jungen *Pristiurus* mit verschwundenem Dottersack hat diese Platte im Querschnitte das Aussehen einer Schnur, welche die Höhe der cloaco-rectalen Zwischenwand mit dem zu einer Rinne vertieften Ektoderm verbindet. An dem vorderen Rande der Kloakalnaht schiebt sich diese Rinne wie ein enges Rohr unter die Haut (Fig. 13*r*). Da bei dem erwähnten Stadium die Kloakalöffnung ihre definitive Form erreicht hat, so ist es sicher, dass jene Ektodermalplatte (Balfour's involution) sich nicht an der Bildung des Afters betheiligt.

Unmittelbar hinter dem Hinterrande der Platte (oder Zwischenwand) verengt sich die Kloake unten in der Richtung nach der Erhöhung und verwächst hier mit dem Ektoderm der Haut (Fig. 12 *cl*). Dieser Punkt bestimmt den vorderen Rand des definitiven Afters. Bei einem *Pristiurus* von 36 mm Länge erreicht die Durchlöcherung der Kloakalnaht noch nicht diesen Punkt (Fig. 12) und liegt ein wenig weiter nach hinten.

Der vordere Rand der Ektodermplatte liegt schräg von oben nach unten und hinten, sein oberes mit dem Entoderm verwachsenes Ende liegt mehr nach vorn, das untere mit der Ektodermvertiefung verwachsene hingegen ist nach hinten gerichtet. Nur von dem unteren Ende kann man sagen, dass es auf den spätesten Stadien (je nach der Schnittrichtung) sich gegenüber oder hinter der Öffnung der Segmentalgänge befindet.

Also an der Grenze der Kloake und des Hinterdarmes giebt es eine Zwischenwand, welche sich mehr auf Kosten des Mesenchyms bildet. In Folge davon ist das Lumen des Verdauungstractes in

[1] Man sieht eine solche Zwischenwand bei einem Embryo von *Torpedo* in Fig. 28 der Arbeit von D. Schwarz (Untersuchung des Schwanzendes bei den Embryonen der Wirbelthiere. in: Zeit. Wiss. Z. 48. Bd. 1889 pag. 191).

dieser Gegend mehr oder weniger umgekehrt herzförmig (Fig. 11 und 13), während es auf den Querschnitten vor der Zwischenwand gewöhnlich rundlich ist (Fig. 7 *Hd*). Dagegen verengt sich die Kloake, welche anfänglich auch ein rundes Lumen hat (Fig. 8), später nach unten (Fig. 10, 12), und dies hängt theilweise von dem Wachsthum des Mesenchyms ab, welches das Lumen der Kloake von den Seiten zusammendrückt. So ist es möglich, an der Kloake ein Paar Seitenfalten und ein mittleres Septum cloaco-rectale zu unterscheiden.

Wenn ich nicht irre, so habe zuerst ich die Bildung des Embryonalafters der Eidechsen nachgewiesen. Im August 1888 schrieb ich unter Anderem Folgendes:

»Zu der Zeit als die erste Anlage des Schwanzamnions erscheint, beginnt die Entwicklung des Afters auf der dorsalen Seite des Primitivstreifens hinter der Medullarplatte und über der Allantoisanlage. Dieser embryonale After steht in Verbindung mit der Allantois. Doch späterhin, bei Embryonen mit 20 Somiten ungefähr, konnte ich keinen After mehr finden« (Z. Anzeiger 11. Jahrg. pag. 621).

Ende desselben Jahres wurde eine vollständigere Beschreibung der hierher gehörigen Processe unabhängig von einander von Hoffmann in Bronn's Klassen und Ordnungen (Reptilien, 61. und 62. Lief.) und von mir in meiner Dissertation »Zur Entwicklungsgeschichte der Eidechsen (*Phrynocephalus helioscopus*)« veröffentlicht.

Hoffmann nennt den Embryonalafter der Eidechsen Proanus, weil auf derselben Stelle später der definitive After sich öffnet, und hält es für möglich, ihn mit dem Blastoneuroporus der Selachier zu homologisiren. Er wies nach, dass die Allantoisanlage, welche sich in dem hinteren Theile des Primitivstreifens befindet, später in den Urachus, die Kloake und die Allantois übergeht. Aus meiner citirten Arbeit sieht man, dass diese Verwandlung eigentlich in dem hinteren Theile der Allantoisanlage stattfindet, während ihr vorderster Theil, welcher beim Canalis neurentericus liegt, in den Postanaldarm übergeht.

Dieselben Theile, welche wir bei Selachiern antreffen, d. h. Kloake, Intestinum postanale und Canalis neurentericus, sehen wir bei Eidechsen auf früheren Stadien in umgekehrter Reihenfolge, d. h. zuerst den Canalis neurentericus, darauf die den Postanaldarm gebende Abtheilung der Allantoisanlage und endlich die Abtheilung, welche die Kloake bildet. Wie schon früher gesagt, entstehen alle diese Theile bei Selachiern aus dem Schwanzdarme und dem C.

neurentericus, und bei den Eidechsen entstehen sie aus der Allantois-Anlage und dem C. neurentericus. Daraus folgt selbstverständlich, dass der Schwanzdarm der Selachier und die Allantois-anlage der Eidechsen homologe Bildungen sind, dass der Urachus und die definitive Allantois nur einen vergrößerten Theil der Kloake der Selachier vorstellen.

Die Anlagen der verschiedenen Schwanztheile bei Selachiern und Eidechsen haben umgekehrte Lage. So entsteht der C. neurentericus bei den Selachiern von Anfang an am Hinterende des Embryos, bei den Eidechsen vor dem Primitivstreifen. Der Embryonalafter, welcher sich bei den Selachiern auf der Bauchseite bildet, entsteht bei den Eidechsen ursprünglich auf der Rückenseite. Der ganze Unterschied hängt davon ab, dass der Eidechsenembryo sich nicht am Blastodermrand, wie es bei den Selachiern der Fall ist, sondern etwas vor demselben entwickelt; daher liegt das ventrale Stück des hinteren Embryoendes zuerst in derselben Horizontalfläche mit dem dorsalen Stück und biegt sich erst später darunter. Also der ganze Primitivstreif entspricht den Schwanzlappen der Selachier. Die beiden Grenzblätter in der Gegend des Primitivstreifens berühren sich, und nur hinter demselben befindet sich das Mesoderm in der Richtung der Mittelachse des Embryos. Der Mittelachsenpunkt, in welchem auch später kein Mesoderm auftritt, wird durch die Lage des Embryonalafters bestimmt; diesen Punkt nennt Hoffmann die Kloakalmembran. Sie ist jedenfalls der Kloakalnaht (Raphe cloacalis) der Selachier homolog.

Die spätere Entwicklung der Eidechsenkloake, welche schon ihre definitive Lage einnimmt, liefert uns noch mehr Thatsachen zu dem Vergleich mit den Selachiern.

Sobald die Kloake ihre definitive Lage eingenommen hat, und der Urachus und die Allantois ausgebildet sind, sieht man bei Eidechsen alle Bestandtheile des Schwanzentoderms, welche sich auch bei den Selachiern finden, nämlich die Kloake, den Postanaldarm mit der Endblase (Balfour's terminal vesicle) und den C. neurentericus. Der Postanaldarm verschwindet bald und die Kloake (wir können sie Selachoidkloake nennen), welche auf der Grenze zwischen Leib und Schwanz liegt, erscheint als ein ausgedehnter Hohlraum, in welchen sowohl die Ausführungsgänge des Urogenitalsystems, als auch der Enddarm einmünden. Auf der Bauchseite verwächst das Kloakalentoderm mit dem Hautektoderm, folglich existirt die Kloakalnaht. Die vorn hohe und breite Kloake wird nach hinten allmählich

niedriger und schmäler bis zum vollständigen Verschwinden des Lumens. Nach vorn an der Grenze des Hinterdarmes verändert sich die Structur im Vergleich mit der Kloake der Selachier, was von der Anwesenheit des Urachus abhängt. Bei der Beobachtung der Kloake in dieser Gegend sehen wir in der Schnittserie von hinten nach vorn Anfangs die in die Kloakenhöhle hineinragenden Seitenfalten, welche zwei über einander liegende Abtheilungen andeuten — die obere geht weiter in den Hinterdarm (Taf. 4 Fig. 21 *Hd*), die untere in den Urachus (*Cl*) über. Weiter vorn finden wir statt der Seitenfalten eine vollständige Querwand, welche das Lumen des Verdauungstractes in zwei Stockwerke theilt: das obere ist Rectum oder Hinterdarm, das untere Urachus. Diese Querwand können wir Septum allantoido-rectale nennen.

Auf den zwei schematisirten Längsschnitten durch einen Embryo von *Pristiurus* und von *Lacerta* (Taf. 4 Fig. 17 u. 18) ist die Kloakalgegend zwischen den Buchstaben *a* und *b* angezeigt. Bei der weiteren Entwicklung des Eidechsenembryos bildet sich auf Kosten der Hautfalten eine neue Abtheilung der Kloake. Auf einem Längsschnitte durch einen Embryo kurz vor dem Ausschlüpfen (Fig. 19) ist die der Kloakalnaht entsprechende Linie durch Punkte angezeigt. Sie scheidet die Selachoidkloake von der neuen Kloakenabtheilung, welche ich Vestibulum cloacae zu nennen vorschlage; die Hautfalten, welche diese Abtheilung begrenzen, nenne ich Kloakalfalten.

In zwei russischen Aufsätzen: »Über die äußeren Genitalien der Wirbelthiere, als drittes Paar der Extremitäten«[1] und »Aus Anlass der Untersuchungen von Prof. Ed. Retterer über Ursprung und Entwicklung der Anogenitalgegend der Säugethiere«[2] habe ich auf die Entwicklung der Kloakalfalten und ihre morphologische Bedeutung hingewiesen. In den folgenden Capiteln des gegenwärtigen Aufsatzes, in welchen ich die Absicht habe, die Entwicklungsgeschichte der äußeren Genitalien vollständiger zu beschreiben, werde ich eben so vollständig auch die Kloakalfalten behandeln. Hier resümire ich nur kurz ihre morphologische Bedeutung, um so mehr, als die beigefügten Zeichnungen uns in diesen Fragen zu orientiren erlauben[3].

[1] Wissenschaftliche Schriften der Universität zu Kasan. 1890.

[2] Schriften der Gesellschaft der neurussischen Naturforscher. Odessa 1891.

[3] Ich halte es für nicht überflüssig, hier einige Zeichnungen über die Entwicklung der Kloakalfalten hinzuzufügen, weil ich vielleicht nicht so bald die folgenden Capitel dieses Aufsatzes zum Druck vorbereiten kann.

Die Kloakalfalten der Selachier und Eidechsen bilden die unmittelbaren Fortsetzungen der Falten, aus welchen sich die hinteren Extremitäten entwickeln (Taf. 3 Fig. 12, 14; Taf. 4 Fig. 20). Auf der Grenze zwischen Schwanz und Leib liegend, bilden sie durch ihre Lage einen Übergang von den paaren Falten dieser Extremitäten zu der unpaaren Schwanzflossenanlage.

Die Kloakalfalten der Selachier liefern ein Paar von den Copulationsorganen und eine Membran, welche hinter der Kloake die hinteren Extremitäten verbindet (Fig. 16); die Kloakalfalten der Eidechsen liefern ein Paar von den Copulationsorganen sowie die vordere und hintere Kloakallippe (Taf. 4 Fig. 19, 23—27).

Erklärung der Abbildungen

auf Tafel 3 und 4.

a	postsacraler Nerv
a'	Ramus desselben zum M. retractor penis
A	Aorta
an	Anus
ap	Anlage der Abdominaltasche
au	Arteria umbilicalis
B	Basale
Bl	Blastoneuroporus
bld	Blastoderm
c	Gangliencommissur
cf	M. caudi-femoralis oder Anlage desselben
Cl	Kloake
cl	Lymphatisches Herz
Cll	Papilla urogenitalis
Clsch	Kloakenschenkel
cpl	Copula
D	Dotter
ekt	Ektoderm
ent	Entoderm
F	Flossenanlage
g	Ganglion
gl	Drüsenanlage
gs	Ganglion sacrale
Hb	Harnblase
Hd	Hinterdarm
hl	Hintere Kloakallippe
hp	Hypophysis
Ic	M. ischio-caudalis oder Anlage desselben
Il	Anlage des Ileum
Ilc	M. ileo-caudalis
Lh	Leibeshöhle
lm	Längsmusculatur
m	Mesoderm
m'	Mesenchym
mc	Merocyten
N	Rückenmark
or	Orificium recti
Pa	Abdominaltasche
Pc	Protractor cloacae sive M. caudi-cloacalis
pR	Radius des Copulationsorgans
r	Vorderende der Hautvertiefung an der Kloakalnaht
R	Radii
rm	Ringmusculatur
Rp	Retractor hemipenis
Schd	Schwanzdarm
Sl	Furche an der inneren Seite der Kloakalfalten
Sln	Seitenlinie
slp	Levator labii postici (Sphincter vestibuli)
sr	Sacralrippe

surg Sinus urogenitalis
sca Sphincter vestibuli, pars antica
scp - - - postica
tp+sph Anlage des Transversus perinei + Sphincter vestibuli
v Vestibulum cloacae
vc Vena cava
vl Vordere Kloakallippe und Raphe cloacalis
vs Vena caudalis
Wd Wolff'scher Gang
3, 4, 5 Postsacrale Wirbel.

Die eingeklammerten Ziffern bei den Figurennummern bedeuten die Anzahl der zwischenliegenden Schnitte. Vergrößerung 63.

Tafel 3. *Pristiurus.*

Fig. 1 und 2. Embryo von 4 mm Länge. Aus einer Querschnittserie von hinten nach vorn.
Fig. 3. Embryo von 3,5 mm Länge. Querschnitt vor der Kloake.
Fig. 4. Embryo von 4,1 mm Länge. Querschnitt vor der Kloake.
Fig. 5. Embryo von 5,6 mm Länge. Querschnitt hinter der Kloake.
Fig. 6 und 7. Embryo von 13 mm Länge. Fig. 6 nahe dem hinteren Rande, Fig 7 nahe dem vorderen Rande der Kloake.
Fig. 8. Embryo von 22 mm Länge. Querschnitt in der Kloakalgegend.
Fig. 9—11. Embryo von 30 mm Länge. Querschnittserie durch die Kloakalgegend von hinten nach vorn.
Fig. 12. Embryo von 36 mm Länge. Querschnitt in der Kloakalgegend.
Fig. 13—16. Embryo von 65 mm Länge. Querschnittserie durch die Kloakalgegend von vorn nach hinten.

Tafel 4.

Fig. 17. Schematisirter Längsschnitt durch einen Embryo von *Pristiurus* von 21 mm Länge.
Fig. 18—27. *Lacerta muralis.*
Fig. 18. Schematisirter Längsschnitt durch einen Embryo, welcher dem *Pristiurus* in Fig. 17 entspricht.
Fig. 19. Längsschnitt durch einen dem Ausschlüpfen nahen Embryo.
Fig. 20 u. 21. Embryo mit der ersten Anlage der Kloakalfalten. Querschnittserie von hinten nach vorn.
Fig. 22. Späteres Stadium. Querschnitt in der Kloakalgegend.
Fig. 23—27. Embryo dem Ausschlüpfen nahe. Querschnittserie durch die Kloakalgegend und den Anfang des Schwanzes von vorn nach hinten.

Mittheilungen über Copepoden.

Von

Dr. W. Giesbrecht
in Neapel.

Mit Tafel 5—7.

Den Gegenstand der nachfolgenden Aufsätze bilden zunächst allerlei Funde und Beobachtungen, die theils von Collegen, theils von mir selber seit etwa 12 Jahren hier gemacht wurden, und deren Ausarbeitung ich im Interesse meiner kürzlich erschienenen Monographie der pelagischen Copepoden des Golfes von Neapel[1] bisher zurückstellen musste; außerdem bieten diese Aufsätze eine passende Gelegenheit für etwaige Ergänzungen und Berichtigungen zu der erwähnten Monographie, sowie für sonstige Mittheilungen, die an copepodologische Arbeiten anderer Autoren vielleicht anzuknüpfen sein werden. — Diejenigen Arbeiten, die ich unter dem Namen des Autors mit beigefügter Jahreszahl citire, sind in der Litteraturliste meiner Monographie pag. 810—827 aufgeführt; letztere citire ich als »Mon.«.

1. Misophria pallida Boeck.

(Taf. 5 Fig. 1—15.)

Synonymie.

Genus und Species wurden 1864 von Boeck nach einem ♀ aufgestellt; Brady (1878) überzeugte sich aus den unveröffentlichten Zeichnungen Boeck's von der Zugehörigkeit der von ihm beschriebenen Thiere zu der Species Boeck's. Die Neapeler Exemplare weichen nun in einigen Punkten von den Beschreibungen Boeck's

[1] Systematik und Faunistik der pelagischen Copepoden des Golfes von Neapel. in: Fauna Flora Golf. Neapel 19. Monographie 1892 831 pag. 54 Taf.

und Brady's ab: aber wie schon Brady die Angabe Boeck's, dass die vorderen Antennen 14gliedrig seien, als Beobachtungsfehler erkannte, so glaube ich, wird man auch die Angabe beider Autoren, dass die Äste der Mandibel eingliedrig seien, als unzutreffend und nicht als wirklichen Unterschied zwischen den nordischen und mediterranen Exemplaren annehmen können. Eine Differenz bleibt freilich der Aufklärung noch bedürftig: Brady giebt an, dass das Endglied des 5. Fußes 3 »more slender setae« trage, und bildet das Glied auch dementsprechend ab; damit im Widerspruch, aber im Einklang mit meiner eignen Beobachtung steht Boeck's Angabe, dass am Endglied ein »stärk bred i begge kanter saugtakket Torn« sitze; da man diesen Dorn nun kaum übersehen kann, Brady's im Hinblick auf die Schwierigkeiten der Präparation genau zu nennende Darstellung aber im Übrigen zu meinen Befunden stimmt, so ist vielleicht anzunehmen, dass Brady ein nicht ganz reifes Thier untersucht hat. Auf jeden Fall ist es aber unwahrscheinlich, dass die britische Art eine andere als die identische norwegische und Neapeler Arten sein sollte, und ich rechne daher die Thiere aller drei Fundorte zu der nämlichen Species. — ♂ waren beiden Autoren unbekannt.

Aufenthalt.

Die Art wurde von Dr. W. Müller entdeckt und an mehreren Stellen des Golfes gefunden; sie dürfte überall da vorkommen, wo sich schlammiger Posidonien-Detritus findet.

Beschreibung des ♀.

Farbe. Eine ziemlich schwache röthlich-gelbe Färbung zeigen in variabler Ausdehnung die Rumpfsegmente besonders an ihren Grenzen, ferner auch die Aftergegend und die proximalen Glieder der vorderen Antennen: der Darm ist meist grüngelb oder rostgelb und der gefüllte Eileiter unrein röthlich, in seltenen Fällen ziemlich intensiv ziegelroth; bei den meisten Individuen sind die Farben wenig lebhaft, so dass die Art ihren Namen verdient.

Rumpf (Taf. 5 Fig. 1, 2, 4, 5). Die Länge beträgt etwas über oder unter 0,6 mm, wovon etwa $^2/_3$ auf den Vorderkörper kommen. Der Vorderkörper hat die Form eines recht regelmäßigen, durch einen Lateralschnitt halbirten Ellipsoids und besteht aus 4 Segmenten, da *Th1* mit *Ce* völlig verschmolzen ist und *Th5* dem Hinterleib angehört. Die Seitenränder der Segmente haben ziemlich breite Duplicaturen. Die Stirn ist vorn rund, läuft aber auf der Ven-

tralseite in einen breiten, dreieckigen, spitzen Schnabel aus. Der Hinterleib besteht aus dem letzten Thoraxsegment und 4 Abdominalsegmenten, von welchen jedoch das erste, das Genitalsegment, auf der Rückenfläche durch eine Trennungslinie (entsprechend den in Fig. 2 gezeichneten seitlichen Einbuchtungen) in die zwei Segmente abgetheilt ist, aus denen es entstanden ist. *Ab4* ist das kürzeste Segment. Die Furca, kürzer als breit, trägt die normale Zahl von 6 Borsten, von denen die kleine dorsale *Si* in der Fig. 2 nicht sichtbar ist: die beiden längsten Borsten, *St2* und *3*, sind an der proximalen Hälfte mit kleinen Spitzen besetzt, an der distalen gefiedert.

Die vorderen Antennen (Taf. 5 Fig. 9) haben kaum die Länge von *Ce* ∼ *Th1* und bestehen aus 16 Gliedern, von denen das 3. die Spur einer Theilung in zwei zeigt; die Borsten sind kurz und, bis auf einige an den proximalen Gliedern, nackt. Ästhetasken habe ich mit Sicherheit nur an *Aa19*, *23* und *25* bemerkt; aber auch diese unterscheiden sich von den Borsten nur wenig, so dass auch die Anhänge anderer Glieder noch als Ästhetasken aufzufassen sein mögen. Wenn man die Gliederung auf diejenige der Gymnoplea-Antennen zurückführen will, so ergiebt sich, dass nach der Zahl der Borsten alle Glieder mit Ausnahme des 2., 3. und letzten einfach sind, so dass man die letzten 13 Glieder als *Aa12* bis *24*∼*25* zu bezeichnen haben wird; damit stimmt überein, dass das letzte der Glieder, welche eine proximale Borste tragen, *Aa19*, und das erste, welches eine Hinterrandborste hat, *Aa22* ist. Auch das 1. Glied ist ohne Zweifel einfach, so dass das 2. und 3. Glied den Gliedern *Aa2—11* der Gymnoplea entsprechen würde; nach Zahl und Gruppirung der Borsten würden von diesen 10 Gliedern 4 auf das 3. und 6 auf das 2. Glied kommen.

Die hinteren Antennen (Taf. 5 Fig. 15) haben ein zweigliederiges Basale, dessen erstes Glied jedoch schwach entwickelt und vom zweiten nur unvollkommen abgegliedert ist; am distalen Ende des Innenrandes von B_2 articulirt der Außenast, den man als 6gliederig bezeichnen kann, wiewohl sein kleines 1. Glied nicht sehr deutlich abgesetzt ist. Der Innenast besteht aus 2 Gliedern, die in rechtem Winkel gegen einander gebogen gehalten werden; er ist beträchtlich länger und breiter als *Re*; über sein 2. Glied läuft von der Ansatzstelle der beiden längeren Innenrandborsten her eine quere Linie, die auch bei manchen anderen Arten zu bemerken ist. Die Vertheilung der fast nackten, ziemlich starken Borsten ergiebt sich aus der Figur.

Der Mundkegel (Taf. 5 Fig. 4, 5) ist sehr umfangreich: sein Fuß ist oval und der Vorderrand desselben liegt dicht hinter dem Stirnschnabel, der Hinterrand stößt an die dicht bei einander entspringenden (hinteren) Maxillipeden. Die Oberfläche der kappenförmigen Oberlippe ist vorn mit ganz kurzen Härchen dicht, weiter hinten mit längeren Haaren dünn besetzt. Schwieriger darzustellen ist die Gestalt der Unterlippe; auch sie sitzt mit etwa dreieckiger Basis an der Bauchfläche an; vorn zu beiden Seiten des Einganges in den Mund erhebt sich an ihr je ein schräger Wulst, der dieselbe Richtung hat, wie der Rand der abgestutzten hinteren Seitenecken der Oberlippe; zwischen diesem Rande und dem Wulst schiebt sich die Mandibellade in den Vormund. Zwischen und hinter den beiden Wülsten wird die Unterlippe flacher, erhebt sich aber ganz hinten noch einmal, und bildet eine Art Mulde, deren Seitenränder fein gezähnelt sind; in die Einsenkung zwischen der Mulde und den seitlichen Wülsten können sich die Loben der (1.) Maxillen und die Hakenborsten des vorderen Maxillipeden (2. Maxille) legen und so die auf die mediane Fläche der Unterlippe gelangte Nahrung unter die Oberlippe fegen.

Die Mandibeln (Taf. 5 Fig. 14) haben eine gestreckte Kaulade, die in mehrere, lange, gezackte Zähne ausläuft; *B2* mit den Ästen ist kürzer als jene; die Äste sind ebenfalls gestreckt und mit langen Borsten ausgestattet; da man sie an todten Thieren immer gegen *B2* (nach hinten zu) übergebogen findet und die Mandibel sich daher bei der Präparation so legt, dass die beiden Äste einander decken, so ist es schwer die Zahl der Borsten sicher festzustellen: es ist daher möglich, dass *Re* eine Borste mehr hat, als die Figur zeigt. Beide Äste haben ein kurzes erstes Glied, auf das ein länglich-rechteckiges *Ri2* und ein ovales, fast ungegliedertes *Re2∼5* folgt.

Die (1.) Maxillen (Taf. 5 Fig. 8) zeichnen sich besonders durch die gestreckte Gestalt und die Haltung ihrer distalen Abschnitte (besonders *Li3*, *B2* und *Ri*) aus und lassen alle Theile einer normalen Gymnoplea-Maxille erkennen. Die Borsten an den Innenrandloben drängen sich so über einander, dass es schwer ist, ihre Zahl genau festzustellen; doch dürfte die Figur von der Wirklichkeit nicht stark abweichen. *Ri* ist ganz ungegliedert.

Der vordere Maxilliped (2. Maxille) (Taf. 5 Fig. 12) hat am Innenrande von *B1* vier gut entwickelte Loben: der 5. Lobus geht ohne Articulation direct in einen starken Haken über: *Ri* ist deutlich dreigliedrig.

Der (hintere) Maxilliped (Taf. 5 Fig. 13) trägt einen kurzen, aber deutlich 5gliedrigen *Ri*.

Die vorderen 4 Paare der Thoraxfüße (Taf. 5 Fig. 7, 11) haben breite, zweigliedrige Basalia und 3gliedrige Äste. Die Innenäste der Paare sehen einander sehr ähnlich, wenn auch die distalen Glieder im 3. und 4. Paare gestreckter sind als an den vorderen Paaren, und die Fiederborsten des 4. Paares relativ kürzer. Der Außenast, im 1. Paare kaum länger als der Innenast, überragt diesen im 2., mehr noch im 3. und am meisten im 4. Paare; außer in dieser durch Streckung seiner Glieder verursachten Längendifferenz gewinnt er in der Reihe der Füße noch andere Merkmale, die auf einen an den hinteren Paaren stärker entwickelten Functionswechsel deuten: er ist nach innen zu übergekrümmt, die Gelenke zwischen seinen Gliedern haben einen complicirten Bau, und die Fiederborsten an seinem Innenrande verkümmern. Das Thier ist ein guter Schwimmer und wegen seiner Eigenthümlichkeit, die Schwimmrichtung unvermuthet und plötzlich zu ändern, sogar nicht leicht, mit der Pipette zu fangen: der Bau der Füße und der vorderen Kopfgliedmaßen und ihre Ausstattung mit Fiederborsten erklärt nun auch seine Schwimmfähigkeit; aber die erwähnten Merkmale an den *Re* der Thoraxfüße zeigen zugleich, dass und in welcher Weise das Thier zwischen den Stücken von Posidonien und in dem Sande und anderem Detritus, wo es lebt, sich kriechend bewegt: es werden die distalen Glieder von *Re* der Ruderfüße nach innen gebogen, die starken Dornen am Außenrande derselben gespreizt, so dass sie zwischen den Detritustheilchen eindringen und diese als Stützpunkte benutzen können; so wird der Körper durch die Rückwärtsbewegungen der Füße kräftig und schnell vorwärts geschoben. — Die Vertheilung der Borsten ist folgende: B_1 hat überall eine gefiederte *Si*, *B2* im 1. Paare 1 steife *Si* und *Se*, in den übrigen Paaren nur eine lange, dünne *Se*; im 1. Paare sitzen 1 *Se*, 1 *Si* an *Re1* und *Re2*, 3 *Se*, 1 *St* und 3 *Si* an *Re3*, 1 *Si* an *Ri1*, 2 *Si* an *Ri2*, 1 *Se* und 5 *Si* an *Ri3*; *Re* der folgenden Paare hat an *Re3* eine *Si* mehr, und *Ri3* des 4. Paares hat 1 *Si* weniger.

Das 5. Fußpaar (Taf. 5 Fig. 6) sitzt dicht am Hinterrande des ersten Hinterleibringes an und ist 3gliedrig; man wird das 1. Glied als Basale, den am Ende seines Innenrandes befindlichen, durch eine leichte Einschnürung abgesetzten Fortsatz als *Ri* und die beiden Endglieder als *Re* auffassen können.

Eier (Taf. 5 Fig. 1). Nur zweimal fand sich ein Weibchen, an dessen Geschlechtsöffnungen jederseits 2 große (Durchmesser 0,11 mm), rosen-

rothe (bei auffallendem Licht) Eier hingen: die Seltenheit des Fundes erklärt sich aus der losen Befestigung der Eier und aus der Methode des Sammelns der Thiere, die aus dem schlammigen Detritus, worin sie leben, durch vielfaches Schütteln und Sieben erhalten wurden[1].

Das Herz (Taf. 5 Fig. 1) liegt im vorderen Theile des ersten freien Thoraxsegmentes (*Th2*); es ist sehr klein und einfach gebaut, scheint bei der Contraction nach hinten durch ein Ventil abgeschlossen zu werden und macht in ziemlich regelmäßigem Rhythmus über 150 Schläge in der Minute.

Der Darm (Taf. 5 Fig. 1) ist in der Mundgegend in dorso-ventraler Richtung erweitert und sendet nach vorn einen kurzen Blindsack ab; sein vorderer Theil, bis etwa zum Hinterrande von *Th1*, strotzt von gelben Öltröpfchen.

Das Ovarium (Taf. 5 Fig. 1) ist paarig: seine beiden symmetrischen Theile scheinen ganz von einander getrennt zu sein, wenigstens habe ich keine Communication zwischen ihnen auffinden können. Seine beiden Schläuche beginnen nicht weit hinter der hinteren Grenze von *Th2* und gehen zunächst gerade nach vorn (nur die hintersten Enden sind etwas ventralwärts gekrümmt); sie liegen ziemlich dicht unter dem dorsalen Integument, anfänglich nahe bei einander, weiter nach vorn etwas von einander abgebogen. Bis gegen die Mitte von *Ce* ~ *Th1* hin sind sie mit hyalinen Eichen gefüllt, die in ihrem hinteren Theile scharf zu erkennen sind, weiter nach vorn (beim ungefärbten Thiere) aber undeutlich werden, weil der hier von gelben Ölkugeln gefärbte Darm und die dotterreichen, reifenden Eier darunter liegen. Etwas hinter der Mundgegend biegen die Ovarialschläuche ventralwärts um, und von dieser Biegung an sind die Eier in ihnen sehr reichlich mit undurchsichtigen Dottermassen versehen und haben nicht mehr kuglige Form, so dass man nur selten ihre Grenzen gegen einander wahrnehmen kann; wie sich aus der Größe der an der Geschlechtsöffnung hängenden Eier ergiebt, sind es nur wenige Eier, wohl kaum mehr als ein Gelege, die den dotterreichen Theil der Oviducte anfüllen. An der erwähnten ventralen Biegung geben die Oviducte je 2 Blindsäcke ab, wenden sich

[1] Nämlich in ähnlicher Weise, wie G. W. Müller, dem ich den Fund von *Misophria* und die geeignetste Art, sie zu fangen, verdanke, hier Ostracoden sammelte; Müller wird binnen Kurzem seine Fangmethode beschreiben; ich erhielt bei Anwendung derselben noch manche andere interessante, an Seepflanzen, auf Sand und litoralen Thieren lebende Copepoden, die ich in weiteren Mittheilungen zu behandeln gedenke.

dann seitlich und, nach Abgabe zweier kurzer Lappen, nach hinten und verlaufen schwach geschlängelt zum Genitalsegment: die beiden Blindsäcke, wie auch die Lappen, sind je nach der Füllung der Oviducte und dem Reifegrad der Eier verschieden groß; das eine Paar geht nach vorn und kann bis fast an die Stirn reichen, dort Buckel bilden und sich wieder seitlich und nach hinten wenden; das andere Paar geht nach hinten zwischen Ovar und Darm bis etwa zur hinteren Grenze von *Ce* ~ *Th1*.

Ein Auge fehlt.

Beschreibung des ♂.

Die secundären Genitalcharaktere bestehen in der geringeren Rumpflänge (0,45 mm), dem abweichenden Bau des Abdomens und der Umwandlung beider vorderen Antennen in Greiforgane.

Das Genitalsegment (Taf. 5 Fig. 3) ist von *Ab2* vollkommen gesondert; an seinem Hinterrande entspringen zwei kurze breite Klappen, deren jede (entsprechend wie beim ♀) 2 Börstchen trägt, und unter denen die Spermatophoren austreten; das folgende Segment, *Ab2*, ist relativ kürzer als beim ♀; der übrige Theil des Abdomens gleicht dem beim ♀.

Die vorderen Antennen (Taf. 5 Fig. 10) sind 12gliedrig, und das Gelenk befindet sich zwischen dem dritt- und vorletzten Gliede. Zahl und Stellung der Borsten an den beiden Gliedern hinter dem Gelenk lässt annehmen, dass diese als *Aa19*~*21* und *21*~*25* aufzufassen sind, und dass also das Gelenk an der gleichen Stelle wie bei den Gymnoplea Heterarthrandria liegt; das Glied vor dem Gelenk, obwohl relativ beträchtlich länger als *Aa18* der weiblichen Antenne, zeigt sonst doch keine Spur von einer Verschmelzung aus mehreren Gliedern, und eben so verhält es sich mit den beiden vorhergehenden Gliedern, die daher als *Aa17* und *16* zu bezeichnen sind; die doppelte Borstengruppe des vorhergehenden Gliedes beweist seine Verschmelzung aus *Aa15*~*14*; das nun folgende Glied ist eigenthümlich gebaut: es ist aus zweien (*Aa13* und *12*) verschmolzen, aber nur unvollständig und zwar so, dass von *Aa12* nur ein ringsum scharf markirtes Stück selbständig geblieben ist, welches das proximal-hintere Viertel der oberen Gliedfläche einnimmt. Der noch übrige, dickere proximale Theil der Antenne hat ähnlichen Bau wie beim ♀, nur ist die Sonderung des dort als *Aa11*~*8* bezeichneten Abschnittes in 2 Stücke beim ♂ schärfer, so dass die beiden (sehr kurzen) Stücke dieses Abschnittes gegen einander beweglich sind. Bemer-

kenswerth ist noch, dass die Ästhetasken viel dicker und länger sind als die des ♀, besonders diejenigen von *Aa2∼7*, *8∼11*, *13*, *15*, *17*, weniger die von *Aa9*, *23*, *25*. — Über die inneren Organe des ♂ kann ich leider nichts Sicheres mittheilen, da ich überhaupt nur 3 ♂ gefunden und zwar erst nach der Conservirung. Die Hoden liegen im hinteren Abschnitte von *Ce∼Th1*: ob sie zu einem unpaaren Stück verschmelzen oder paarig blieben, war nicht zu entscheiden; die Vasa deferentia scheinen schräg nach vorn und seitlich bis gegen die Mitte von *Ce∼Th1* zu gehen und dann nach hinten umzubiegen; das Genitalsegment enthielt bei allen 3 Thieren zwei Spermatophoren.

Systematische Stellung.

Boeck führt *Misophria* 1864 als Cyclopiden auf und macht 1872 (pag. 41) die Bemerkung, das Genus möchte eher zu den Calaniden gehören, besonders da der kurz vorher beschriebene *Pseudocyclops crassiremis* Brady das ♂ zu *Misophria pallida* sein könnte. Brady (1878) vereinigte das Genus dann mit *Pseudocyclops* und *Cervinia* zu der Familie der Misophriidae, welcher er eine Zwischenstellung zwischen den Calanidae Claus und den Cyclopidae anweist. Ich konnte (Mon. pag. 4) der Aufstellung der Familie der Misophriidae zustimmen (mit Ausschließung allerdings des Harpacticiden *Cervina* und des weiter unten zu besprechenden Genus *Pseudocyclops*), da *Misophria* wegen der Art der Theilung des Rumpfes in Vorder- und Hinterleib, wegen des Baues der Geschlechtsorgane und der männlichen Greifantennen nicht zu den Gymnoplea gerechnet werden konnte, denen es sich weniger durch die Vielgliedrigkeit der vorderen Antennen als durch den Besitz eines Herzens nähert, und da es andererseits sich von denjenigen beiden Familien der Podoplea, die für *Misophria* überhaupt in Frage kommen könnten, von den Cyclopidae und den Harpacticidae, außer in dem Besitz eines Herzens noch in anderen wichtigen Merkmalen entfernt. Denn man wird unter die Cyclopiden nicht ein Genus aufnehmen können, dessen hintere Antennen einen 6gliedrigen Außenast besitzen, und andererseits übertrifft die Gliederzahl der vorderen Antennen von *Misophria* die höchste bei den Harpacticiden vorkommende so beträchtlich, dass schon desshalb die Aufnahme in diese Familie ausgeschlossen erscheint. In dem Bau der zweiästigen Kopfgliedmaßen, besonders der beiden hinteren Paare lässt sich nun zwar hier und da einige Ähnlichkeit mit diesem oder jenem Harpacticiden oder Cyclopiden auffinden; aber dieselbe ist zu unbedeutend, um daraus eine nähere Verwandtschaft zu

folgern[1]. So durfte ich wohl mit Recht die Misophriidae Brdy. (mit dem einzigen Genus *Misophria*) als besondere Familie an die Spitze der Podoplea stellen.

2. Pseudocyclops umbraticus n. sp.

(Taf. 5 Fig. 16—31.)

Synonymie.

Brady (1878) beschreibt von dem Genus *Pseudocyclops* zwei Arten, *crassiremis* 1872 und *obtusatus* Brady & Rob. 1873: da die erstere Art nur nach einem Männchen aufgestellt war, so äußerte er selber einigen Zweifel an ihrer Berechtigung. Indessen ist die Greifantenne von *crassiremis* so ganz verschieden von derjenigen von *obtusatus*, dass man fast gegen die generische Zusammengehörigkeit der beiden Arten Bedenken tragen möchte, wenn nicht andererseits Brady's Abbildungen besonders von der 2. Antenne und dem 5. Fußpaar für dieselbe sprächen: so ist zwar eine erneute Untersuchung von *crassiremis* zu wünschen, die Selbständigkeit der beiden Arten von *Pseudocyclops* aber anzunehmen. — Die Neapeler Art ist nun offenbar sehr nahe verwandt mit *obtusatus*; ja sie würde, trotz der etwas größeren Rumpflänge, die Brady angiebt (0,77 mm), ohne Weiteres identisch damit zu setzen sein, wenn nicht Brady's Figuren vom 5. Fußpaar beider Geschlechter Schwierigkeiten darböten. Die Figur vom 5. Fuß des ♂ ist nicht recht klar und in manchen Einzelheiten vielleicht auch irrig; andererseits ist es aber sehr unwahrscheinlich, dass Brady den Innenast des rechten Fußes von *obtusatus* in solcher Form wiedergegeben hätte, wenn er übereinstimmend mit demjenigen der Neapeler Art gestaltet wäre; und ferner lässt sich kaum annehmen, dass Brady an *Re3* des 5. Fußes des ♀ 4 Innenrandborsten gezeichnet hätte, wenn deren nur 2 vorhanden gewesen wären. So scheint es mir nicht rathsam, durch die Annahme des Namens *obtusatus* für die Neapeler Art dieser eine Verbreitung zuzusprechen, deren Ausdehnung mit ihrer Lebensweise vielleicht in Widerspruch stehen möchte; ich habe es daher vorgezogen, für meine Thiere eine besondere Species aufzustellen, deren Berechtigung nun von den Besitzern britischen Materials zu prüfen sein wird.

[1] Bemerkenswerth ist vielleicht eine gewisse Ähnlichkeit im Bau der 1. Maxille und der Stirn mit *Pseudocyclops*, welche für Brady wohl einer der Gründe gewesen ist, die beiden, in wesentlichen Merkmalen ganz verschiedenen Genera in einer Familie zu vereinigen.

Fundort.

Leider bin ich erst nach Abschluss meiner Monographie auf *Pseudocyclops* aufmerksam geworden, sonst hätte ich ihn in dieselbe aufgenommen, nicht mit größerem Rechte allerdings als den *Möbianus gyrans*, mit dem er den Aufenthalt in den unterirdischen Seewasserbehältern der Zool. Station theilt; aber während *Möbianus* zu Zeiten auch in dem dem Lichte ausgesetzten Aquarium des Arbeitssaales zu finden ist, habe ich *Pseudocyclops* hier niemals gefunden, sei es, dass er hier nicht lange lebensfähig ist, oder dass er im Stande ist, sich der beim Heraufpumpen des Wassers hervorgebrachten Strömung zu entziehen und darum nicht oder nur selten in das obere Aquarium gelangt. Als ich, veranlasst durch den Fund von *Misophria*, in der letzten Zeit öfters Schleppmaterial auf Copepoden durchsuchte, erwartete ich darin auch *Möbianus* und *Pseudocyclops* zu finden; jenen indessen vergeblich, dieser aber fand sich am Grunde des Golfes bei ca. 120 m Tiefe und auf dem spärlich mit Posidonien bestandenen Sande vor Bagnoli; Brady (1878 pag. 83, 85) fand *Pseudocyclops crassiremis* und *obtusatus* theils in Schleppmaterial, theils bei Mondschein im Oberflächennetz. — Die ♀ sind viel häufiger als die ♂.

Beschreibung des ♀.

Färbung. Die Thiere sind im Ganzen wenig gefärbt und nicht sehr durchsichtig, besonders im hinteren Theile des Vorderkörpers, wo die großen dotterreichen Eier liegen. Doch ist das große Auge lebhaft ziegelroth, und das Chitin des Rumpfes und der Gliedmaßen ist hell violett gefärbt, was man jedoch meistens nur an den Rändern bemerkt; nur an der Bauchfläche, besonders am hinteren Theile des Vorderkörpers, und den Schwimmfüßen pflegt das Chitin intensiver gefärbt zu sein; außerdem finden sich runde, grünlichbraune Körper in der Stirn und den proximalen Gliedern der vorderen Antennen, und rothe Tröpfchen in verschiedener Menge im Vorderkörper.

Bewegung. Die Thiere scheinen träge zu sein: man sieht sie oft lange am Grunde des Glases liegen, ohne irgend eine Bewegung an ihnen wahrzunehmen; oft schieben sie, auf der Seite liegend, sich langsam über den Boden hin, indem sie ihre Mundtheile vibriren lassen und ab und zu eine leichte Biegung mit dem Abdomen machen; dabei liegen auffallenderweise die vorderen Antennen nach hinten über den Kopf gebogen; wird das Vibriren der Mundtheile dann kräftiger, so erhebt sich das Thier vom Boden und gleitet langsam durch das Wasser, sich zuweilen um die Längsachse drehend

und durch eine Bewegung des Abdomens die Richtung ändernd; hier und da wird das Gleiten durch einen kleinen Ruck unterbrochen, hervorgerufen dadurch, dass die Ruderfüße blitzschnell nach hinten geschlagen werden, und wenn letzteres mit der nöthigen Kraft geschieht, so wird das Thier dadurch ein Stück vorwärts geschnellt; durch derartige Rucke wird gewöhnlich auch die Richtung der Bewegung plötzlich geändert, was das Fangen der Thiere mit der Pipette sehr erschwert. Im Ganzen erinnern die Bewegungen der Thiere an die der Mysiden.

Rumpf (Taf. 5 Fig. 20—22). Länge: 0,6—0,65 mm, wovon auf den Vorderkörper 0,44—0,47 mm kommen. Der Vorderkörper bildet ein sehr regelmäßiges, in keiner Richtung merklich comprimirtes, nur an der Ventralfläche abgeflachtes Ellipsoid und ist vollzählig segmentirt; doch ist die Trennungslinie zwischen *Ce* und *Th1* sehr zart, und von *Th5* sind nur die Lateralstücke vorhanden, während der mittlere Dorsalstreifen unterdrückt ist. Der vordere Stirnrand geht in einen ventralwärts gerichteten, leicht gekrümmten, breiten und spitzen Schnabel aus. Das Abdomen ist scheinbar dreigliedrig, doch ist zwischen dem 3. Segment und der Furca ein sehr kurzes Segment wahrnehmbar, in welchem unter dem gezähnelten, etwas überhangenden Rande des 3. Segmentes (*Ab4*) der Darm mündet. Im 1. Segmente (*Ab1∼2*) liegen, weit auf die Seiten gerückt, die Genitalöffnungen (Taf. 5 Fig. 29) und dicht hinter ihnen die retortenförmigen Receptacula seminis; das dickere Ende der letzteren liegt lateral; das dünnere wendet sich median und zugleich etwas nach vorn und geht eine Strecke an der Mündung des Oviductes vorbei, biegt dann aber kurz um und endigt am hinteren Theile der Oviductmündung. Die Ränder der Abdominalsegmente sind sehr fein gezackt. Es sind 6 Furcalborsten vorhanden, von denen die kleine, dünne *Si* auf die Dorsalfläche der Furca gerückt ist, die übrigen 5 am Endrande ansitzen; die *Se* ist kurz, dornförmig, am Innenrande gesäumt; *St4<1<3<2*; die *St* sind gefiedert, die mittleren beiden am proximalen Stücke mit kleinen Stacheln besetzt.

Die vordern Antennen (Taf. 5, Fig. 30) sind kurz; wenn das Thier sie in natürlicher Haltung nach hinten überlegt, so reicht ihre Spitze lange nicht bis zum Hinterrande von *Ce*; man sieht dann die 3 Ästhetasken des Grundgliedes parallel zu einander ventralwärts hervorstehen. Es sind 15 Glieder vorhanden, die ich nicht ganz befriedigend auf die 25 Glieder der typischen Gymnoplea-Antenne zurückführen kann, besonders weil am proximalen Abschnitte die zahlreichen Borsten sich so eng zusammendrängen, dass ich über

ihre Zahl und Zugehörigkeit zu den einzelnen Gliedern nicht recht ins Klare kam. Nur so viel lässt sich aus der Vertheilung der Borsten (womit auch die relative Länge der Glieder in Einklang ist) schließen, dass das letzte, viertletzte und neuntletzte Glied je zwei Gliedern entspricht, und da das drittletzte Glied, das proximalste von denen, die eine Hinterrandborste tragen, als *Aa22* anzusehen ist, so sind jene 3 Glieder mit *Aa14∼15*, *20∼21*, *24∼25* zu bezeichnen; proximal von *Aa14∼15* befinden sich zunächst 5 kurze Glieder; wenn dieselben als einfach anzusehen sind, was bei ihrer Kürze ja wahrscheinlich ist, so würde das große, dicke, borstenreiche Grundglied die Glieder *Aa1*—5 umfassen. Ein großer Theil der Borsten ist gefiedert, die am Endgliede sind nackt; außer den 3 erwähnten langen Ästhetasken des Grundgliedes befindet sich ein kürzerer noch am Endgliede.

Die hinteren Antennen (Taf. 5 Fig. 16) sind zweiästig und haben ein zweigliedriges Basale; bemerkenswerth ist die gestreckte Form von *Ri2* (etwas länger als *Ri1*), der reiche Borstenbesatz am Außenrande des Gliedes, besonders aber die Gestalt des Außenastes; dieser besteht aus einem unregelmäßig-dreieckigen proximalen Gliede, das mit der Spitze an *B2* articulirt, während an seinem abgestutzten distalen Rande durch Vermittlung eines undeutlich gegliederten Zwischenstückes das ovale distale Glied angefügt ist; der Vergleich mit dem siebengliedrigen, typischen Außenast der meisten Gymnoplea-Arten dürfte ergeben, dass das proximale Glied dem *Re1* und 2, das Zwischenstück den *Re3—6*, das Endglied dem *Re7* entspricht. Die Borsten beider Äste schienen mir ungefiedert zu sein.

Der Mundkegel (Taf. 5 Fig. 20, 22) springt in der Profilansicht nur wenig vor und ist kurz; der Vorderrand der Oberlippe liegt noch etwas hinter der Region der vorderen Antennen, und der Hinterrand der Unterlippe verstreicht zwischen den (1.) Maxillen. Quer über die Mitte der Oberlippe geht eine Furche, und dahinter sitzt ein behaartes Tuberkel; die Unterlippe ist in zwei laterale Kissen gespalten; die vordere Fläche dieser bildet je eine Mulde (indem die ventrale Wand über den Vorderrand hinaus in einen Saum verlängert ist), worin die Mandibellade ruht.

Die Mandibeln (Taf. 5 Fig. 18) weisen ebenfalls alle für die Gymnoplea typischen Theile auf. Die Kaulade ist gestreckt und hat eine unregelmäßig höckrige Form; besonders fällt ein starker Höcker an der ventralen Kante kurz vor dem Kaurande auf; letzterer ist mit einigen kurzen, ziemlich kräftigen Zähnchen besetzt und läuft an der dorsalen Ecke in eine zarte, durchsichtige Zacke aus. *Re* articulirt an dem länglichen *B2* beträchtlich weiter proximal als *Ri*

und zeigt am Außenrande zwar Spuren von Gliederung, ist aber wohl als ungegliedert zu bezeichnen; gleichwohl hat er die typische Form und Borstenzahl (6). *Ri* ist zweigliedrig, mit kurzem *Ri1*; die Borsten am Endrande von *Ri2* stehen sehr eng, so dass sich ihre Zahl nicht sicher bestimmen ließ. Auch die Borsten der Mandibel schienen ungefiedert zu sein.

Die (1.) Maxillen (Taf. 5 Fig. 27, 28) stehen hinter denen der typischen Gymnoplea nur durch die Kürze der Borsten und den Ausfall einiger Borsten von *Le1* zurück; ja es ist hier sogar die kleine, sonst oft fehlende Borste von *Le2* vorhanden; Bau und Zahl der Borsten im Einzelnen ergiebt sich aus der Figur; zu erwähnen wäre nur die gestreckte Gestalt der distalen Theile (*Li3*, *B2*, *Ri*, *Re*) und die Haltung des ungegliederten *Ri*, der sich von *B2* unter spitzem Winkel nach außen zu abbiegt.

Das Basale des vorderen Maxillipeden (1. Maxille) (Taf. 5 Fig. 17) ist 3gliederig, da die secundäre Trennung von *B1* in zwei artikulirende Abschnitte gut entwickelt ist; *Ri* ist dünn, kurz und undeutlich gegliedert: seine Borsten, wenn ich nicht irre 5, sind schlaff; die Borsten der Loben sind steifer und haben z. Th. Hakenform, besonders die beiden dickeren von *L5*.

Der (hintere) Maxilliped (Taf. 5 Fig. 25) ist kurz und von gedrungenem, aber schwächlichem Bau; seine Borsten sind schlaff und meist nach dem Ende zu aufgebogen; der distale Lobus von *B1* und der von *B2* springen stark vor; *Ri* zeigt nur undeutliche Spuren von Gliederung.

Die ersten 4 Paare der Ruderfüße (Taf. 5 Fig. 19. 23) haben zweigliederige Basalia und dreigliederige Äste; *Ri* ist etwas kürzer und schmäler als *Re*. *B1* hat überall eine gefiederte *Si*; außerdem tragen die Basalia keine Borsten. Der Außenrand der Astglieder läuft am Ende, der von *Re3* auch bei den proximalen *Se*, in starke Zacken aus; die *Se* der Außenäste sind starke, lanzettförmige Dornen mit fein gezähnelten Säumen; durch ihre Länge zeichnen sich besonders die *Se* von *Re1* und 2 des 1. und 2. Paares aus; die *Si* von *Re* und alle Borsten von *Ri* sind Fiederborsten, welche eine bei Copepoden sehr verbreitete Eigenthümlichkeit in besonders ausgeprägter Weise besitzen: ihr proximaler Theil ist stärker chitinisirt und dicker als der distale und mit ihm durch eine Art von Gelenk verbunden. Die Vertheilung der Borsten ist folgende: überall sitzen an *Re1* und 2 je 1 *Se* und 1 *Si*, an *Ri1* eine *Si*, an *Ri2* zwei *Si*; *Re3* trägt im 1. Paare 2 *Se*, 1 *St*, 4 *Si*, im 2. Paare 2 *Se*, 1 *St*, 5 *Si*, im 3. und

4. Paare 3 *Se*, 1 *St*, 5 *Si*; *Ri3* trägt im 1. Paare 1 *Se* und 5 *Si*, im 2. und 3. Paare 2 *Se* und 6 *Si*, im 4. Paare 2 *Se* und 5 *Si*.

Das 5. Fußpaar (Taf. 5 Fig. 21) hat im Ganzen die Form eines Schwimmfußes, jedoch mit reducirtem *Ri* und verminderter Zahl der verkürzten Fiederborsten; *Ri* ist nur etwa halb so lang wie *Re*, *Ri1* sehr kurz, *Ri2* mit 3 fast ganz verschmolzen.

Geschlechtsorgane (Taf. 5 Fig. 21, 22). Das Ovarium ist unpaarig und liegt an und vor der Grenze von *Ce* und Th_1 dicht unter dem Integument: von da geht es nach vorn, über die Mitte von *Ce* hinaus und theilt sich in die beiden Oviducte, die zugleich wieder kurz (ventral) umbiegen und ziemlich parallel zu einander nach rückwärts verlaufen, bis sie zu beiden Seiten des Ovars seitlich ausbiegen und *Th1* schräg in lateral-ventraler Richtung durchsetzen; dann nähern sie sich wieder allmählich, um sich zu den Geschlechtsöffnungen zu begeben. Die Oviducte enthalten in ihrem ganzen Verlauf nur eine Reihe von Eiern, die allmählich an Durchmesser zunehmen und bis an den Hinterrand von *Ce* ganz durchsichtig sind, dann aber durch Aufnahme von Dotterkörnchen sich leicht trüben; hinter dem Hinterrand von *Th1* schwellen sie plötzlich stärker an und werden durch die Masse des Dotters, den sie enthalten, ganz undurchsichtig; solcher reifer Eier scheinen jederseits ein bis zwei vorhanden zu sein; unter diesen Umständen ist es wahrscheinlich, dass immer je ein Ei aus jeder Geschlechtsöffnung ausgestoßen wird und Eiersäckchen nicht gebildet werden.

Das Auge ist bemerkenswerth wegen seiner Größe und der Selbständigkeit seiner drei Componenten.

Der Darm (Taf. 5 Fig. 22) ist voluminös, besonders sein vorderer Abschnitt, der an der Stelle, wo er in den Ösophagus übergeht, sich nach vorn aussackt und etwa in der Mitte von *Th1* mit einer dorsalen Biegung in den dünneren hinteren Abschnitt übergeht; diese Biegung ist zuweilen so stark, dass man bei der Dorsalansicht gerade senkrecht in das Darmlumen sieht; die peristaltischen Bewegungen des Darmes sind sehr kräftig, so dass er sich manchmal fast in Stücke abzuschnüren scheint.

Beschreibung des ♂.

Das ♂ weist secundäre Geschlechtsmerkmale in der geringeren Länge des Rumpfes (0,54 mm = 0,37 + 0,17), im Bau des Abdomens und der vorderen Antennen, besonders der rechten, auf. — Das Abdomen ist ähnlich gebaut wie beim ♀, nur dass *Ab1* und 2

getrennt bleiben, und daher scheinbar 4 ungefähr gleich lange Segmente vorhanden sind; *Ab5*, das Analsegment, ist in gleicher Weise verkümmert wie beim ♀; auf der linken Seite des 1. Segmentes befindet sich die Geschlechtsöffnung. — Die linke vordere Antenne gleicht den weiblichen Antennen, nur sind die 3 Ästhetasken des Grundgliedes beträchtlich dicker und länger; dies ist auch an der rechten Antenne (Taf. 5 Fig. 31) der Fall, die aber außerdem abweichend gegliedert und durch Entwicklung eines Kniegelenks zwischen dem fünft- und viertletzten Gliede in ein nicht eben kräftiges Greiforgan umgewandelt ist; eine Verbreiterung ist an den vor dem Gelenk befindlichen 6—7 Gliedern, in denen der Beugemuskel liegt, kaum wahrzunehmen. Die Zahl der Glieder ist im Vergleich zu den Antennen des ♀ um 2 vermehrt, und wenn man annimmt, dass wie bei allen Heterarthrandria das Kniegelenk zwischen *Aa18* und *19* liegt, so kommen von den 17 Gliedern 13 auf den proximalen, 4 auf den distalen Theil der Antenne; die Gliederzahl des proximalen Theiles ist daher um 3 vermehrt worden, und diese Vermehrung ist dadurch zu Stande gekommen, dass die Verschmelzung von *Aa14* und *15* aufgehoben und proximal davon 2 neue Glieder, vermuthlich durch Ablösung vom Grundgliede, entstanden sind; bei dieser Zählung würde der Ursprung des Beugemuskels, in Übereinstimmung mit vielen anderen Heterarthrandria, in *Aa13* und *14* fallen. Wo an der Greifantenne der Heterarthrandria mit reducirtem Endglied (*Aa25*) der Endtheil 4gliedrig ist, pflegt er aus den Gliedern *Aa19∼21*, *22*, *23*, *24∼25* zu bestehen; bei *Pseudocyclops* deutet jedoch die Zahl der Borsten am drittletzten Gliede darauf hin, dass dies Glied nicht einfach ist, sondern wenigstens noch *Aa21* in sich aufgenommen hat, die 4 Glieder also etwa als *Aa19∼20*, *21∼22*, *23*, *24∼25* zu bezeichnen sind. — Das 5. Fußpaar (Taf. 5 Fig. 26) ist durch die Umgestaltung der beiden Außenäste zu einem Packorgan geworden. Die beiden Basalia sind eingliedrig, und es scheint, als ob *B1* rechts mit dem unpaarigen Verbindungsstück der beiden Füße, links mit *B2* verschmolzen sei; der rechte *Ri* ist ein birnförmiger, borstenloser Anhang, der linke ein Blättchen, welches 4 Fiederbörstchen trägt. Von *Re* ist auf beiden Seiten das 1. Glied mit dem lanzettförmigen *Se* erhalten: von den beiden folgenden Gliedern sind rechts 2 kleine Börstchen und 2 starke Hakenborsten übrig, die aus den *Se* und *St* entstanden sein mögen; die linken *Re2* und *3* sind in eine kleine Zange umgewandelt: außerdem ist hier noch ein kleiner Anhang vorhanden, dessen Form und Bedeutung ich nicht recht zu erkennen vermochte.

Die Geschlechtsorgane sind unpaarig: der Hoden liegt medial im 1. Thoraxsegment; von seinem vorderen Ende geht das Vas deferens nach links und etwas nach hinten, biegt dann noch vor der hinteren Grenze von *Th1* nach hinten um und bildet an der Grenze von *Th2* und *3* ein Knäuel: in dem geraden Endabschnitt liegt die zum Austritt fertige dünne Spermatophore, die etwa von der Mitte von *Th3* bis ins Genitalsegment reicht.

Systematische Stellung.

Die beiden Tribus der pelagisch lebenden Gymnoplea haben, wie es scheint, unter den litoralen Copepoden je einen Vertreter, die Amphascandria in dem Genus *Möbianus*, die Heterarthrandria in dem Genus *Pseudocyclops*. Das letztere Genus hat jedoch eine stärkere Einwirkung der litoralen Lebensweise erfahren und entfernt sich weiter als jenes von den typischen Mitgliedern seiner Tribus, und während sich für *Möbianus* der Platz unter den Amphascandria neben verwandten Genera ohne Mühe bestimmen ließ, so macht die Einreihung von *Pseudocyclops* in die Gruppen der Heterarthrandria größere Schwierigkeiten. Der Einfluss der veränderten Lebensweise scheint sich besonders in der Verkürzung der vorderen Antennen, dann auch in der mangelhaften Ausbildung der Fiederung an den Schwimmborsten zu dokumentiren; außer der Verkürzung der vorderen Antennen ist es namentlich noch die Form und geringe Gliederung des Außenastes der hinteren Antennen, ferner auch die Verkümmerung des Analsegmentes bei ♀ und ♂, worin das Genus von sämmtlichen Heterarthrandria abweicht, und man wird diesen Merkmalen Werth genug beimessen, um für *Pseudocyclops* eine besondere Familie der Heterarthrandria aufzustellen, zumal da sich innerhalb der Familien der Tribus keine Gruppe von Genera findet, an welche sich *Pseudocyclops* in den übrigen Merkmalen enger anschlösse. Eine solche Gruppe wäre (schon wegen der Schwimmfuß-Ähnlichkeit des 5. Fußes des ♀) nur in der Familie der Centropagiden zu suchen, und unter diesen dürfte sich *Pseudocyclops* durch den sehr normalen Bau seiner Gliedmaßen von den Heterochätina am weitesten entfernen. Da von den übrigen Subfamilien die Centropagina besonders wegen des Baues der beiden Maxillipeden, die Temorina unter Anderem wegen der Rückbildung des weiblichen 5. Fußes von der engeren Wahl auszuschließen wären, so blieben nur die Leuckartiina zur Aufnahme unseres Genus übrig; aber wenn man nicht etwa auf die Reduction der Borsten von *Le1* der Maxillen bei *Leuckartia* und

Isochäta Gewicht legen will, so ist auch unter den Genera dieser Gruppe keines, mit dem *Pseudocyclops* eine engere Ähnlichkeit aufwiese. Sei es daher, dass die durch die Änderung der Lebensweise bewirkte Umgestaltung die näheren Verwandtschaftsbeziehungen zu noch lebenden pelagischen Genera verwischt hat, sei es, dass es nähere Verwandte von *Pseudocyclops* unter den pelagischen Gymnoplea nicht mehr giebt, in jedem Falle scheint es angebracht, die isolirte Stellung des Genus dadurch zu bezeichnen, dass man eine besondere Familie dafür aufstellt; die Diagnose derselben würde etwa folgendermaßen lauten:

Pseudocyclopidae n. fam. Vorderkörper 5gliedrig, mit theilweise reducirtem *Th5*: Hinterkörper symmetrisch, mit verkümmertem Analsegment, dieses mit eingerechnet beim ♀ 4-, beim ♂ 5gliedrig. Vordere Antennen viel- (15) gliedrig, sehr verkürzt, den hinteren Kopfrand nicht erreichend; die rechte beim ♂ ein Greiforgan. Außenast der hinteren Antennen mit sehr reducirter Gliederung. Die folgenden Gliedmaßen im Ganzen von normalem Bau: die distalen Stücke der (1.) Maxille gestreckt, die Zahl der Borsten an *Le1* reducirt; der (hintere) Maxilliped gedrungen, mit verkürztem, kaum gegliedertem *Ri*. 1.—4. Fußpaar mit 3gliedrigen Ästen. 5. Fuß: beim ♀ schwimmfußähnlich, aber mit reducirten Borsten und verkürztem, 2gliedrigem *Ri*; beim ♂ ein Greifapparat, der von den umgewandelten *Re* gebildet wird, während die *Ri* in verkümmertem Zustande vorhanden sind.

Oben pag. 66 wurde erwähnt, dass die Mündungen der Oviducte weit von einander abgerückt liegen, und dass die kleinen Receptacula seminis sich neben ihnen befinden; es fehlt dem terminalen Abschnitte des weiblichen Geschlechtsapparates in der That jedes unpaarige Verbindungsstück, und es ist somit auch kein von den Receptacula nach einem medianen Porus führender Canal vorhanden. Da *Pseudocyclops* nun zweifellos zu den Gymnoplea Heterarthrandria gehört, und Canu (loc. cit. unten pag. 73) diese Gruppe (als Theil der Fam. Calanidae Cls.) zu seinen Cop. Monoporodelphya rechnet, so ergäbe sich hieraus der Anlass, die Grundlage, auf welcher Canu's System der Copepoden beruht, zu untersuchen. Das würde mich an dieser Stelle aber zu weit führen: nur so viel sei bemerkt, dass *Pseudocyclops* nicht das einzige Gymnoplea-Genus mit durchaus paarigem Endapparat der weiblichen Organe ist, und dass daher Canu's Eintheilungsprincip, welches in der That im System der Copepoden stärker als bisher betont zu werden verdient, zunächst auf die Podoplea zu beschränken ist.

3. Hersiliodes latericius Grube.

(Taf. 6 Fig. 1—11.)

Synonymie.

Canu (1889) beschreibt als *Hersiliodes pelseneeri* eine Species, deren Identität mit *Antaria latericia* Grube (1869—72, pag. 32—33, Fig. 3—3c) er in seinen Copépodes du Boulonnais[1] (pag. 253) zurückweist. Nun ist Grube's Darstellung der Gliedmaßen, besonders der Mundtheile sehr unvollkommen; aber andererseits ist in seiner Beschreibung nichts enthalten, was gegen die Identification spräche[2], und sein Habitusbild, von dem ich (Taf. 6 Fig. 6) eine Copie gebe, lässt die charakteristischen Merkmale der Art im Rumpfbau, die ungewöhnliche Länge des Hinterleibes, die eigenthümliche Form des Genitalsegmentes deutlich erkennen. So stehe ich nicht an, die Species Grube's und Canu's für identisch zu halten, und da für das mir vorliegende Thier Canu's Darstellung bis auf einige, wie wir sehen werden, geringe Abweichungen zutrifft, so benenne ich die Art *Hersiliodes latericius* Grube.

Fundort.

Das einzige Exemplar, welches mir vorliegt, ein ♀, wurde am 7. April 1879 vor der Mergellina in 12 m Tiefe von S. Lo Bianco gefischt, höchst wahrscheinlich mit dem Schleppnetz.

Zur Beschreibung.

Canu (1889) beschreibt die Species so eingehend und giebt so vorzügliche Abbildungen, dass ich mich damit begnügen kann, auf die Punkte hinzuweisen, in welchen meine Befunde von seiner Darstellung differiren. Das sind insbesondere die Geschlechtsreife unserer Thiere und der Bau der Genitalöffnungen, und ich bemerke im Voraus,

---

[1] Eug. Canu, Les Copépodes du Boulonnais, Morphologie, Embryologie, Taxonomie. in: Trav. Labor. Z. Wimereux-Ambleteuse Tome 6 1892 292 pag. 30 Taf.

[2] Außer etwa dem Satze: »conspicilla parva ab anteriore capitis margine minus quam a laterali distantia«. Linsen sind bei den von Canu und mir untersuchten Thieren nicht vorhanden und waren es bei demjenigen Grube's jedenfalls auch nicht; Grube ist offenbar durch Dana und Claus, die dem Genus *Antaria* irrthümlich Cuticularlinsen zuschreiben, zu seiner unrichtigen Wahrnehmung veranlasst worden.

dass nach einer brieflichen Mittheilung Canu's diese Differenzen geringer sind, als es den Anschein hatte.

Zunächst halte ich das mir vorliegende Exemplar (Taf. 6 Fig. 1) für reif, obwohl es nur etwa 4 mm lang (also $^1/_2$ mm kürzer als dasjenige Canu's) ist: denn es ist vor der hinteren Grenze von *Ce∼Th1* ein, wenn ich nicht irre, paariges Ovarium vorhanden, und in den Oviducten sind die Eier bis in das 2. Abdominalsegment (*Ab3*) zu verfolgen; dass die Eier winzig sind, mag entweder daran liegen, dass sie überhaupt nicht viel Dotter aufnehmen, oder dass das Thier bald nach der Häutung getödtet wurde; ferner sind die Genitalöffnungen offen, und es führt von ihnen schräg nach vorn der Endabschnitt der Oviducte (dessen Verbindung mit dem vorher erwähnten Abschnitte ich nicht auffinden konnte); endlich finde ich die Receptacula seminis (Taf. 6 Fig. 1, 7), die durch einen dünnen, dorsal von Darm und Oviducten verlaufenden Quercanal verbunden sind, gefüllt. Darum halte ich mein Exemplar und eben so auch dasjenige Canu's, dessen Oviducte offenbar noch weiter entwickelt sind, für reif, und Canu ist geneigt, sich dieser Meinung anzuschließen. Daraus würde nun folgen, dass die Segmentirung des Abdomens (Länge 2,5 mm) anders aufzufassen ist, als Canu es thut, nämlich das Genitalsegment als *Ab1∼2*, das Analsegment als *Ab5*.

Die Genitalöffnungen (Taf. 6 Fig. 7) liegen auf der Hinterseite eines Höckers, zu dem der vordere Theil des Genitalsegmentes sich jederseits vorwölbt; oben auf dem Höcker sitzt ein ungefähr dreieckiges, am Ende abgerundetes, nach hinten gewendetes Plättchen an; es scheint mir, dass dasselbe beweglich ist, und ich schließe aus der Übereinstimmung seines Umrisses mit demjenigen der Genitalöffnung, dass es diese zudecken kann. Canu hatte statt dieses Deckels zwei Börstchen gezeichnet, überzeugte sich aber von seiner Anwesenheit und übersandte mir Zeichnungen von der Genitalöffnung seines Thieres, die allerdings in einigen Einzelheiten mit meinen Beobachtungen nicht im Einklang stehen[1].

[1] Die beigefügten Bemerkungen lauten: L'opercule est une petite plaque chitineuse transparente et striée radialement, avec une sorte d'axe chitineux central. Il est peu étendu et ne semble pas pouvoir recouvrir l'ouverture génitale, puisqu'il n'atteint pas jusqu'au bord supérieur de cet orifice. La lèvre supérieure de l'ouverture porte une grande dent chitineuse courbe à peu près au-dessus de l'orifice de fécondation et au-dessous de cet orifice une saillie avec une soie et une épine. La forme de l'opercule n'est pas régulièrement ovalaire, son contour est irrégulièrement losangique ou pentagonal.

Zu Canu's Darstellung der Gliedmaßen gebe ich noch folgende ergänzende Bemerkungen (Taf. 6 Fig. 3—5, 8—11). An den letzten 3 Gliedern der vorderen Antennen (Taf. 6 Fig. 3) findet sich je 1 langer, fadenförmiger Ästhetask; an den Mandibeln Fig. 11 habe ich die von Canu gezeichnete (1889; Taf. 29 Fig. 5) längere nackte Borste nicht finden können; die Vertheilung der Borsten an den Ästen der Ruderfüße (Fig. 1) ist wie folgt: *Re1* überall mit 1 *Se*, *Re2* mit 1 *Se* und 1 *St*; *Re3* am 2. und 3. Paare mit 3 *Se*, 1 *St*, 5 *Si*; am 1. Paare hat *Re3* eine *Si* weniger, am 4. eine *Se* weniger; *Ri1* überall mit 1 *Si*, *Ri2* am 1. Paare mit 1 *Si*, am 2.—4. mit 2 *Si*; *Ri3* mit 2 *Se* und 4 Si am 1.—3. Paare, mit 2 *Se* und 3 *Si* am 4. Paare; die *Se* beider Äste sind kurze, kräftige Dornen, an denen sich meist äußerst fein gezähnelte Säume erkennen lassen; am 1.—3. Paare sind die *Se* der Außenäste (am 1. Paare auch des Innenastes) nach hinten zu abgebogen; die *St* stimmt am 1. Paare mit den *Se* überein, an den folgenden Paaren ist sie länger; die *Si* sind Fiederborsten, nur an *Ri3* des 2.—4. Paares haben die distalen von ihnen die Form der *Se* und *St* der Außenäste, am 2. und 3. Paare nur die letzte, am 4. die beiden letzten. Das 5. Fußpaar (Taf. 6 Fig. 1, 5) ist ein längliches Plättchen, welches 4 Borsten trägt; ein Börstchen sitzt außerdem am Segmente dorsal von der Articulationsstelle des Füßchens an.

4. Über die »Paragnathen« der Copepoden und die systematische Stellung der Hersiliiden.

Claus (1885, pag. 11ff.) führte den ontogenetischen Nachweis, dass die Paragnathen der Malacostraca ihrem Ursprunge nach die nach vorn gerückte, selbständig gewordene Basallade der vorderen Maxillen sind, und ließ dabei »vorläufig dahingestellt«, ob die auch bei Copepoden und Ostracoden bekannt gewordene Unterlippenbildung den Paragnathen der Malacostraken morphologisch entspreche. — Die Ontogenese der 1. Maxille der höheren Copepoden (Gymnoplea) bietet indessen nicht den geringsten Anhalt dafür, dass die Unterlippe mit dieser Gliedmaße etwas zu thun habe; im Gegentheil: die Unterlippe der Nauplien und Metanauplien liegt weit vor der 1. Maxille (ja selbst noch etwas vor der Ursprungsstelle der Mandibeln) und ganz getrennt von ihr, und sie ist vorhanden, ehe sich die 1. Maxille anlegt: man müsste also, um die Unterlippe der Copepoden mit den Paragnathen der Malacostraken zu homologisiren, annehmen, dass

die Unterlippe in phylogenetisch sehr alter Zeit sich von der (1.) Maxille abgelöst habe und nach vorn gewandert sei, und dass von diesem Vorgange sich in der Ontogenese des Nauplius nichts mehr erhalten habe. Dafür liegt aber kein Grund vor, da es eine sehr plausible Annahme ist, dass die Ränder der Mundöffnung (zur Aufnahme der Nahrung und zur festeren Führung der zwischen die Lippen geschobenen Theile der Mundgliedmaßen) in Wülste und Lappen auswachsen. Die Richtigkeit von Claus' Angaben über die Paragnathen der Malacostraken vorausgesetzt, ist die Unterlippe der Copepoden daher denselben morphologisch sicher nicht gleichwerthig, sondern sie ist, wie das früher auch von Claus (1876, pag. 15) geschah, als ein der Oberlippe entsprechendes, von keiner Gliedmaße abhängig entstandenes Organ aufzufassen.

Diese Auffassung wird in allen Fällen, wo die Unterlippe eine unpaarige Erhebung hinter der Mundöffnung bildet, als selbstverständlich erscheinen. Indessen ist die Gestalt der Unterlippe bei den Copepoden sehr mannigfaltig[1], und sie kann auch als paariges Organ auftreten. Man findet sie oft durch eine mediane Kerbe in zwei seitliche Lappen gespalten, und diese können, wie z. B. bei *Oithona*,

[1] Claus (Über die sogenannten Bauchwirbel etc. in: Arb. Z. Inst. Wien 10. Bd. 1893 pag. 227) äußert »seine große Überraschung« und sein »Befremden« darüber, dass ich die sogenannten Bauchwirbel, die Zwischenplatten der Ruderfüße und die den Mund umgebenden Lippen in meiner Monographie nicht systematisch verwerthet habe. Dies Befremden war nun wiederum für mich eine große Überraschung, wenigstens so weit es sich auf die Lippen bezog; denn von dem Interesse, welches diese Organe bieten, und von ihrer systematischen Verwerthbarkeit dachte Claus in seiner »zwar oft citirten, aber überaus selten näher studirten« (1891, pag. 154) Monographie sehr gering: »Auf die zahlreichen Modificationen, welche in den einzelnen Gattungen eintreten, im Speciellen einzugehen, würde zu weit führen und nicht das genügende Interesse bieten, zumal diese Bildungen wegen der Schwierigkeit ihrer Untersuchung nicht leicht systematisch zu verwerthen sind« (1863 pag. 25). Und trotzdem so sehr überrascht, dass ich die Lippen nicht für die Systematik verwerthet? Aber in der That, die genannten Organe bieten recht gute Merkmale für die Systematik dar, eben so wie z. B. auch Genitalorgane, Nervensystem, Entwicklungsstadien u. a. m., und es ist eine theoretisch durchaus begründete Forderung, dass der Systematiker möglichst viele Merkmale berücksichtige. Indessen hat sich doch mit gutem Grunde der Gebrauch herausgestellt, für systematische Arbeiten eine Auslese aus den Merkmalen zu treffen und dieselben etwa in systematische und anatomische zu sondern. Diesem Gebrauche bin ich gefolgt, und es schien mir geeigneter, die genannten Mund- und Skelettbildungen unter die »anatomischen« Merkmale aufzunehmen, deren Bearbeitung ich für den zweiten Theil meiner Arbeit in Aussicht stellte und für deren systematische Verwerthung auch dann noch Zeit sein wird.

Möbianus etc., durch eine breite Lücke getrennt sein; bei manchen Arten erheben sich auf den beiden Seitentheilen der Unterlippe dicht hinter dem Munde Auswüchse (z. B. bei *Misophria*, Taf. 5, Fig. 4, 5) und die letzteren können, wenn der zwischen und hinter ihnen liegende Theil der Unterlippe stark eingesenkt ist, eine gewisse Selbständigkeit erlangen; legen sich in diese Einsenkungen die Loben der (1.) Maxillen und etwa noch die Hakenborsten der vorderen Maxillipeden (2. Maxillen), so wird der Eindruck der Selbständigkeit der Seitenwülste noch vermehrt, und besonders ist das der Fall, wenn sie, wie bei manchen Harpacticiden und bei *Cyclops*, mit Härchen und Häkchen besetzt sind. Bei solcher, mehr oder minder ausgeprägt paariger Gestalt dient die Unterlippe nun erstens dazu, eine mediane (zwischen ihren Seitenwülsten und den Kauründern der Mandibeln hindurch in den von der Oberlippe überragten Vormund führende) Rinne zu bilden, in welcher die Nahrung durch die Anhänge der Maxillen nach vorn befördert wird, und zweitens dazu, mit Hilfe der Seitenwülste die hintere Wandung eines kurzen Canals herzustellen, dessen vordere Wand von den posterolateralen Rändern der Oberlippe gebildet wird und in welchem die Mandibelladen bei ihren Bewegungen eine sichere Führung haben.

Canu (l. c. oben pag. 73) wies nun bei *Clausidium*, *Hersiliodes* und *Giardella* einen Bau des Mundkegels nach, dessen charakteristisches Merkmal darin liegt, dass außer einer Ober- und einer unpaarigen Unterlippe jederseits neben dem Munde ein paariger Zapfen, getrennt von der Unterlippe und den Gliedmaßen des Mundes, selbständig aus der Bauchwand herausragt, und er bezeichnet dies Zapfenpaar als Paragnathen. In ganz ähnlicher Gestalt und Beziehung zu ihrer Umgebung fand Canu diese Paragnathen bereits bei jüngeren Cyclopoid-Stadien vor und schloss daraus, dass sie unabhängig von der Maxille entstehen. Wenn man daraus nun wohl die unabhängige Entstehung dieser Paragnathen noch nicht folgern darf, da man nicht selten generische Merkmale bei den frühesten Cyclopoid-Stadien eben so ausgeprägt wie bei den reifen Thieren vorfindet, sondern auf jüngere Entwicklungsformen zurückgehen müsste, wo sich die Maxille eben erst anlegt, so schließe ich mich doch der Ansicht Canu's in so fern an, als es mir wahrscheinlich ist, dass die Unterlippe bei allen Copepoden in gleicher Weise, und also auch bei *Clausidium* etc. eben so unabhängig von der (1.) Maxille wie bei den Gymnoplea entsteht. Die Besonderheit im Bau der Unterlippe bei diesen Genera aber lässt sich leicht als eine

Weiterführung der oben zuletzt erwähnten unter den Formen der Unterlippe auffassen (Taf. 6 Fig. 2): die lateralen Auswüchse der Unterlippe haben sich eben völlig von ihrem medianen Theile abgelöst, und in die zwischen ihnen und dem letzteren entstandenen Einsenkungen können sich nun die Maxillen und besonders die vorderen Maxillipeden legen, um mit ihren Borsten von hinten her in den Vormund zu dringen, so wie es die Mandibeln von beiden Seiten her zwischen den »Paragnathen« und der Oberlippe thun.

Da nun die Unterlippe der Copepoden anderen Ursprungs ist als nach Claus die Paragnathen der Malacostraken, so wird man gut thun, den Ausdruck Paragnathen nicht auf jene anzuwenden, auch nicht, wenn sie in zwei paarige Höcker gespalten ist, und eben so wenig ist der Ausdruck anwendbar auf die lateralen Zapfen der Hersiliiden, die nur als selbständig gewordene Auswüchse der Unterlippe gelten können. Es wäre daher das Einfachste, die beiden Hauptstücke des Mundkegels der Copepoden, welche die Vorder- und Hinterwand des Atriums bilden, auch fernerhin als Ober- und Unterlippe (besser wäre noch Vorder- und Hinterlippe), die abgelösten Lateralzapfen der Unterlippe aber als Seitenlippen zu bezeichnen.

Die 3 genannten Genera, *Clausidium*, *Hersiliodes* und *Giardella*, die Canu mit *Nicothoe* zu der Familie der Hersiliidae vereinigte, bilden eine vollkommen natürliche Formengruppe, und die Aufstellung der Familie verdient daher keineswegs die ironische Bemerkung, die Claus (1889 β, pag. 365) ihr zu Theil werden ließ. In Canu's System der Copepoden machen die Hersiliidae mit den Nereicolidae die Gruppe der Auliostoma aus, eine der 3 Hauptgruppen, in welche er seine Unterordnung der Diporodelphya theilt; eine andere Hauptgruppe derselben sind die Monochila, welche außer anderen Familien auch die Corycäiden, Oncäiden und Lichomolgiden umfassen und sich von den Auliostoma in erster Linie durch den Mangel jener Seitenlippen unterscheiden. In diesem System sind die Hersiliiden (die ich zu meiner Tribus der Isokerandria stellen würde) von den genannten Familien der Monochila etwas zu weit getrennt; denn ihre Antennen beider Paare, ihre Mandibeln und Maxillen sind denen der Monochila, besonders der Oncäiden, sehr ähnlich, und ihre Maxillipeden sind leicht auf die etwas einfacher gebauten der Oncäiden zurückzuführen; auch die lateral-dorsale Lage der weiblichen Geschlechtsöffnungen und die Art der Copulation ist die nämliche. Diesen Ähnlichkeiten gegenüber dürfte Canu auf den Unterschied im Bau des Mundes zu viel Gewicht gelegt haben, besonders da die Seitenlippen

bei manchen Harpacticiden eine ähnliche Selbständigkeit, nicht geringere relative Größe und einen nicht minder reichen Besatz von Härchen und Spitzen haben wie bei den Hersiliiden; so fand ich sie z. B. bei *Thalestris*, besonders bei einer Art, die vielleicht mit *Th. longimana* Cls. identisch ist.

5. Clausia lubbockii Claparède.

(Taf. 6 Fig. 12—21.)

Synonymie.

Schon die treffliche Habitusfigur Claparède's (1863 pag. 94 Taf. 17 Fig. 7) würde ausreichen, um die Annahme seines Namens für das unten zu beschreibende Thier zu rechtfertigen. Da der Gattungsname *Clausia* Clap. somit zu Recht besteht, so hat das von Boeck (1864) bald nach Claparède als *Clausia* bezeichnete Calanidengenus den später (1872) von demselben Autor als Ersatz gewählten Namen *Pseudocalanus* Boeck zu führen (vgl. Mon. pag. 197).

Fundort, Biologisches.

Claparède fand sein Thier vor der Küste der Normandie; das meinige wurde von Lo Bianco in einem Gläschen mit verschiedenen Würmern entdeckt, welche Dr. D. Carazzi von Austerschalen bei Spezia gesammelt hatte. Der Copepod war nicht etwa an einen der Würmer angeheftet, und auch Claparède fand ihn frei. Gleichwohl dürfte *Clausia* ein Parasit sein, und es ist sogar wenig wahrscheinlich, dass er seinen Wirth freiwillig auf längere Zeit verlässt. Zum Schwimmen sind seine Thoraxfüße ganz untauglich; vielmehr deutet der Bau der beiden vorderen Paare darauf hin, dass sie zum Kriechen benutzt werden, sobald das Thier etwa die Stelle des Wirthes, an welchen es sich mit den hinteren Antennen anklammert, wechseln will; möglicherweise wird das letzte Fußpaar, das durch seine Größe und Stellung auffällt, dazu benutzt, den Leib des Wirthes zu umklammern und den hinteren Theil des langgestreckten Parasiten zu befestigen; zum Schutz der Eier erscheint es ungeeignet. Wie sich leider nicht angeben lässt, welches der Wirth des Copepoden ist, so ist auch die Art der Nahrungsaufnahme räthselhaft, besonders wegen des sonderbaren Baues der Maxillipeden und wegen des Mangels von Lippen an der trichterförmigen Mundöffnung; vermuthen kann man, dass die gezähnelten Mandibelborsten die Haut des Wirthes anbohren und dass

die stumpfen, kräftigen Maxillipeden auf die Nachbarschaft der Wunde drücken und das Blut hervorpressen.

Beschreibung des ♀.

Farbe nach Claparède hellziegelroth, sowohl die des Körpers wie der Eierschnüre.

Rumpf (Taf. 6 Fig. 21). Länge 3,6 mm, wovon auf den Vorderkörper (excl. *Th5*) 2 mm kommen. Die vorderen Segmente bis zum Genitalsegment sind durch tiefe Einschnürungen von einander geschieden; die Cuticula zwischen ihnen ist wegen ihrer faltigen Beschaffenheit bemerkenswerth. Der Rumpf ist lang gestreckt und etwas deprimirt; seine größte Breite liegt im hinteren Theile von *Ce∼Th1* und beträgt nur ca. $^1/_5$ von der Länge. Die Stirn endigt vorn in einen mit flacher Rundung abgestutzten Vorsprung, zu dessen beiden Seiten die vorderen Antennen in einer Kerbe articuliren. — Der Hinterkörper ist vollzählig segmentirt: das Genitalsegment articulirt mit *Ab2* nicht minder ausgiebig als die übrigen Abdominalsegmente; diese nehmen nach hinten zu an Breite allmählich ab; $Ab2 = 5 > 3 > 4$: die Furca ist etwas kürzer als das Analsegment. Das Genitalsegment erscheint in der Dorsalansicht etwa zwiebelförmig, und die Genitalöffnungen liegen am Ende der seitlichen Buckel, aber noch dorsal; nahe an ihrem Hinterrande finden sich je 2 winzige Börstchen. Der After ist ein dorsaler Längsschlitz am hinteren Theile des Analsegmentes, von dessen Hinterrande er über die Dorsalfläche bis gegen die Segmentmitte zieht; ein querer Analdeckel fehlt. Die Furca (Taf. 6 Fig. 13) ist griffelförmig, nach dem Ende etwas verjüngt und trägt 6 meist sehr kurze, nackte Borsten, von denen die längste, *St2*, etwa die Länge der Furca hat. Sehr charakteristisch für den Habitus des Thieres ist die Größe und Haltung des 5. Fußpaares, welches außer den vorderen Antennen die einzige in der Dorsalansicht sichtbare Gliedmaße ist und nach beiden Seiten vom Rumpfe absteht.

Eier (Taf. 6 Fig. 21). Das untersuchte Exemplar trug jederseits eine Eierschnur von über $2^3/_4$ mm Länge und etwa $^1/_4$ mm Dicke; die Eier sind etwas ellipsoidisch mit etwa 0,13 mm größtem Durchmesser, und jede Schnur mag ihrer ca. 100 enthalten; sie hängen ziemlich locker an einander und zeigen keine Regelmäßigkeit in der Anordnung. Außerdem waren die Eileiter von der Mundgegend bis in *Ab2* hinein mit ziemlich reifen Eiern gefüllt.

Die vorderen Antennen (Taf. 6 Fig. 15) sind 5gliedrig, kurz, flach gekrümmt, vom ersten, ziemlich dicken Gliede ab allmählich ver-

jüngt. Gliedlängen in 0,01 mm etwa = 8, 16, 5, 4, 5. Die Borsten sind kurz und nackt; ihre Zahl und Vertheilung ergiebt sich aus der Figur: die beiden letzten Glieder tragen je einen fadenförmigen Ästhetasken.

Die hinteren Antennen (Taf. 6 Fig. 17) sind gedrungene, kräftige Klammerwerkzeuge; sie haben 3 Glieder, von denen das erste das umfangreichste ist; es trägt am Ende des Innenrandes, etwas auf die Vorderfläche gerückt, eine kurze Borste, während das folgende Glied borstenlos ist. Am Endgliede finden sich 3 Gruppen von Anhängen: ein kurzer Haken und davor 2 winzige Börstchen am Innenrande, ferner am Endrande 4 Haken, endlich 2 mit feinen Spitzen besetzte Börstchen am Außenrande; die Spitzen der 5 Hakenborsten sind nach innen und hinten zu übergebogen. An der Innen- und Hinterfläche der Glieder finden sich reichliche Spitzen.

Da das 1. Rumpfsegment (*Ce* ∼ *Th1*), obwohl es außer den beiden Antennen auch die Mundtheile und das 1. Fußpaar trägt, nicht viel länger ist als die folgenden Segmente, so liegen seine Gliedmaßen eng bei einander, und die Mundtheile (Taf. 6 Fig. 12) sind nicht ganz leicht zu erkennen, trotzdem sie im Ganzen sehr einfach gebaut sind. Die Mandibeln (Fig. 16) sitzen etwas vor, die (1.) Maxillen seitlich von der Mundöffnung, an welcher ich weder Ober- noch Unterlippe wahrnehmen konnte. Jene sind leicht gekrümmte Stäbchen, am Ende mit einer stärkeren, fein gezähnelten Borste. Diese sind keulenförmig und tragen am hinteren Theile ihrer medianwärts gekehrten, etwas eingedrückten Endfläche 3 Börstchen, an der Innenfläche vielleicht noch ein viertes. Relativ groß sind die eigenthümlich geformten Maxillipeden. Der vordere (2. Maxille) trägt am Ende einen (durch ziemlich kräftige Muskeln) beweglichen, rundlichen Anhang, während der hintere an seiner inneren (terminalen) Kante nur einige ganz rudimentäre Börstchen aufweist.

Das wichtigste Merkmal der Thoraxfüße ist die hochgradige Verkümmerung des 3. und 4. Paares, womit die relative Größe des 5. Paares in Contrast steht. Die ersten beiden Paare (Taf. 6 Fig. 20) sind ziemlich übereinstimmend gebaut; das Basale kurz und breit, zweigliederig, der Außenast 3-, der Innenast 2-gliederig; *B2* trägt eine ziemlich dicke, mit feinen Spitzen besetzte *Se*. Fiederborsten fehlen an beiden Ästen; *Re* trägt 1, 1. 2 (am 1. Paare fanden sich einseitig 3) kurze, zurückgebogene *Se*, 1 *St* länger, aber von ähnlicher Form wie die *Se*, und 2 borstenförmige *Si*; *Ri1* hat im 1. Paare 1 Borste, die im 2. fehlt; das Endglied des Innenastes hat im 1. Paare am Ende einen Dorn (wie die *Se* von *Re*), eine längere und

eine winzige Borste; im 2. Paare finden sich daselbst 3 Dornen, neben denen ein winziges Börstchen sitzt. Die Außenränder der Äste beider Paare sind mit kurzen, kräftigen Spitzen besetzt, die sich an *Ri* auch auf die beiden Gliedflächen ziehen und sich auch auf der Vorderfläche von *B2* finden. — Das 3. Fußpaar (Taf. 6 Fig. 18) ist jederseits auf einen Stummel reducirt, an dessen Endrande ein Glied und außen eine Borste (wohl *Se* von *B2*) sitzt; das Glied, vielleicht *Re*, trägt am Ende 2 Borsten. Noch weiter verkümmert ist das 4. Fußpaar (Taf. 6 Fig. 19), von dem jederseits nur ein Höcker mit einer endständigen Borste übrig ist. — Das 5. Fußpaar (Fig. 14) ist zwar einfacher gebaut als die beiden ersten, aber sehr viel größer als diese: es besteht aus 2 Gliedern, dem conischen, seitlich an das Thoraxsegment angefügten Basale und einem gestreckten, leicht gekrümmten Gliede, welches man als *Re* deuten kann. *B2* trägt am Innenrande eine kleine Borste (vielleicht der Rest von *Ri*), und *Re* am Ende 4 mit feinen Spitzen besetzte Borsten.

Bemerkungen zu Claparède's Beschreibung.

Während Claparède eine gute Habitusfigur giebt und die Gliederung des Rumpfes richtig darstellt, so enthält seine Beschreibung der Gliedmaßen mehrere Irrthümer. Zunächst hielt er die Maxillen für die Mandibeln, und letztere entgingen ihm; eben so wenig gewahrte er die hinteren Maxillipeden und das 4. Fußpaar; ziemlich richtig beschreibt er die beiden Antennen und das 1.—3. Fußpaar, indem er das 1. und 2. Paar als Kieferfüße bezeichnet; dem vorderen Maxillipeden schreibt er einen borstentragenden Anhang zu; das 5. Fußpaar beschreibt und zeichnet er zwar richtig, erkannte es aber als solches nicht, wohl weil er nicht annehmen mochte, dass ein 5. Paar vorhanden sei, während das 4. nach seiner Ansicht durchaus fehlte. Claparède giebt auch ein Auge an.

Systematische Stellung.

Wie *Hersiliodes* zeigt auch *Clausia* Verwandtschaft zu den Oncäiden, so im Bau beider Antennenpaare, der Maxillen und auch der Mandibeln. Während aber *Hersiliodes* in den Merkmalen, in denen es von den Oncäiden abweicht, sich zugleich auch als reicher organisirte Form erweist, so zeigen diese Merkmale bei *Clausia* den Charakter vorgeschrittener Reduction, die besonders an den Thoraxfüßen so weit geht, dass das Genus nicht mehr der Familie

der Oncäiden zugerechnet werden kann. Seine Beziehungen zu anderen parasitischen Arten sollen bei einer späteren Gelegenheit erörtert werden.

6. Zur Morphologie der Maxillipeden.

Taf. 7.

In meiner Monographie der pelagischen Copepoden habe ich die homologen Stücke der Gliedmaßen der dort behandelten Arten mit identischen Terminis bezeichnet; die in dieser Weise in den Beschreibungen und Abbildungen ausgedrückten Homologien aber zu begründen, bot sich keine Gelegenheit, und da die Ausarbeitung des morphologischen Theils der Monographie, worin ich dies nachzuholen gedenke, noch längere Zeit in Anspruch nehmen wird, so möchte ich diese Begründung für eine Ansicht, welche von der herrschenden Auffassung abweicht, schon an dieser Stelle bringen[1].

---

[1] Einen anderen Punkt, die Gliederung der männlichen Greifantenne der Heterarthrandria, kann ich um so eher zunächst auf sich beruhen lassen, als Claus in einem neulich erschienenen Aufsatz (Die Antennen der Pontelliden und das Gestaltungsgesetz der männlichen Greifantenne; in: Sitzungsber. Akad. Wien, 101. Bd. 1. Abthlg. pag. 848—866) seine irrige Auffassung über den Ort des Kniegelenkes dieser Gliedmaße selbst berichtigt hat, und zwar in dem gleichen Sinne wie ich (ohne übrigens zu ahnen, dass ich damit ein »Gestaltungsgesetz« gefunden) es in der Diagnose der Heterarthrandria gethan (pag. 58), indem ich für diese ganze Tribus den Ort des Gelenkes zwischen das 18. und 19. Glied verlegte; ein Gleiches hatte ich, was Claus nicht beachtet, schon 1882 für *Centropages* (*Ichthyophorba*) angenommen. Claus' ältere Ansicht (1863 pag. 22), dass »in der Regel bei den weiter vorgeschrittenen Umbildungen die Geniculation in die Mitte des 19. Gliedes hineinzufallen scheine«, war eben so haltlos wie die weiterhin zu kritisirende morphologische Deutung der Maxillipeden, und so unphysiologisch, wie es seine morphologischen Deutungen nicht selten sind: ein Glied sollte sich zur Bildung eines besonders kräftigen Gelenkes in der Mitte der Quere nach spalten können, und das an einer Gliedmaße, an welcher 24 andere Gelenke für diese Umbildung zur Verfügung standen! — Noch eine Bemerkung zu dem citirten Aufsatz. Ich glaube in meiner Monographie die Synonymie der Pontelliden in Übereinstimmung mit dem Prioritätsgesetz behandelt und zur Rechtfertigung der Namen der Genera und Species dieser Familie, die ich größtentheils schon vorher in dem Species-Verzeichnis der Copepoden des »Vettor Pisani« (1888, 1889*3*, 1891) angewendet, genügende Gründe angeführt zu haben. Aus meinen Ausführungen (vgl. besonders pag. 462—467) geht hervor, dass der Name *Pseudopontia*, den Claus nunmehr (pag. 864) für seine Gattung *Calanops* = *Pontellina* (*plumata*) Dana vorschlägt, vollständig überflüssig ist. Wenn Claus ferner den Namen *Monops* Lubbock durch den neuen Namen *Pseudomonops* Claus ersetzen will, weil die Gattung im Besitze

Es handelt sich um die Maxillipeden der Copepoden, die ich dort als zwei selbständige Gliedmaßenpaare, jede Gliedmaße bestehend aus einem zweigliedrigen Basale und einem drei- bis fünfgliedrigen Innenast, aufgefasst habe (Mon. pag. 40, Anmerkung). Diese Auffassung steht in Widerspruch mit einer von Claus (1862) aufgestellten Hypothese[1], nach welcher die beiden Maxillipeden der Copepoden nicht zwei, den übrigen Extremitäten gleichwerthige Paare von Gliedmaßen, sondern die »aus einander gerückten Äste eines einzigen Gliedmaßenpaares« (1863 pag. 28) sein sollen.

Wenn man die Worte liest, mit welchen Claus diese Hypothese eingeführt hat, wenn auf dieselbe in seinen späteren Arbeiten immer von Neuem mit Nachdruck hingewiesen wird[2], wenn man in der

---

zweier Dorsalaugen (wenn auch ohne Cuticularlinsen) sei, so begeht er damit einen ganz ähnlichen Verstoß gegen die Regeln der Synonymik wie 1863, als er den Namen *Anomalocera* Temp. zurückwies, weil das demselben zu Grunde liegende Merkmal der ganzen Familie zukomme. Auch die Namen *Pontella* Claus non Dana und *Pontellina* Claus non Dana hält er mit Unrecht aufrecht; sie sind in *Labidocera* Lubb. und *Pontella* Dana umzuwandeln. Die neue Gattung *Hemipontella*, von der Claus (p. 860) nicht anführt, ob sie die Seitenhaken am Kopfe hat, weiß ich nach der Diagnose des Autors von *Labidocera* nicht zu trennen; aber über ihre Berechtigung wird ja die neuerdings (Über die sogenannten Bauchwirbel etc. in: Arb. Z. Inst. Wien, 10. Bd. pag. 228) angekündigte Arbeit über die Pontelliden Auskunft bringen. Dem hierin angedrohten Nachweis, dass meine »pseudo-conservativen, in Wahrheit aber ultraradicalen Grundsätze« »zur Unsicherheit, Complication und Verwirrung« in der Synonymie der Species führen müssen, sehe ich mit Fassung entgegen, da ich mich sowohl in Hinsicht des Zweckes aller Regeln der Synonymie, nämlich der einheitlichen und eindeutigen Benennung der Species, als auch des Mittels, nämlich der strieten Befolgung des Prioritäts-Gesetzes, mit der großen Mehrzahl der Systematiker in Übereinstimmung weiß. Einen Weg aber, bei der Beurtheilung älterer Beschreibungen »die subjective Auffassung des jeweilig interpretirenden Zoologen« auszuschließen, wird Claus wohl vergeblich suchen.

[1] Claus zieht für diese Ansicht Rathke als Gewährsmann heran; aber so anerkennenswerth Rathke's entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen auch sind, seine Beobachtungen über die Entwicklung der Kopfgliedmaßen von *Cyclops* sind doch zu unzulänglich, um als Hilfstruppen zur Begründung von Claus' Hypothese benutzt werden zu können, wiewohl ja Rathke in der That die beiden Maxillipeden aus derselben Nauplius-Gliedmaße hervorgehen lässt; diese Gliedmaße ist indessen der Mandibularfuß, der sich nach seiner Meinung in die Maxillipeden umwandelt, indem er immer mehr nach hinten rückt, und indem der Stiel, von dem seine beiden Äste ausgehen, sich immer mehr verkürzt.

[2] Ich citire hier nur aus der ersten und einer der letzten Arbeiten; 1862 pag. 59: »Ich freue mich, dass wir jetzt endlich über die Morphologie dieser Theile eine sichere und abgeschlossene Basis besitzen«; 1887 pag. 288: »Dieses nicht nur für die freilebenden (*Cyclops*), sondern auch für die parasitischen

ganzen Copepodenlitteratur nach einem Widerspruch gegen dieselbe vergeblich sucht[1], ja sie sogar in mehrere der in den letzten Jahren so zahlreich erschienenen zoologischen Handbücher anstandslos aufgenommen findet[2], so sollte man wirklich glauben, diese Hypothese sei das, wofür ihr Autor sie hält: ein aus einwandfreier Beobachtung erschlossenes, vollkommen gesichertes morphologisches Ergebnis. Und doch ist sie ein aus unzulänglicher Beobachtung voreilig gezogener Schluss, ein ungelöster Rest, wie mir scheint, einer von demselben Autor früher — freilich auch mit der Wendung »es kann keinem Zweifel unterliegen« (1858 pag. 64) — aufgestellten, später (1862 pag. 53) aber aufgegebenen Ansicht, dass nicht bloß die beiden Paare von Maxillipeden, sondern zusammen mit ihnen auch die Maxillen und Mandibeln aus einer einzigen Anlage entstehen und also morphologisch einem einzigen Gliedmaßenpaare gleichwerthig sein sollten.

Sehen wir nun zunächst zu, ob Claus' Hypothese denn wirklich auf so gar keine Schwierigkeiten stößt und ob sie durch die von Claus beigebrachten Thatsachen gefordert wird, und prüfen wir danach, ob die allerdings vorhandenen Schwierigkeiten nicht etwa verschwinden, wenn man jedem der beiden Maxillipedenpaare den Werth eines Gliedmaßenpaares zuerkennt und ob endlich die

Copepoden (*Achtheres*) nachgewiesene Verhältnis ist bisher von keiner Seite bestritten oder widerlegt worden, dagegen um so häufiger unbeachtet geblieben.« Wie geringe Anforderungen Claus an einen »Nachweis« für seine Hypothese stellt, geht besonders aus dem Hinweis auf seine Arbeit über *Achtheres* (1862,3) hervor; der Nachweis besteht lediglich in der Beobachtung, dass die Maxillipeden beim Nauplius dieses Parasiten »wie die Äste eines Gliedmaßenpaares neben einander der Länge nach über die Bauchfläche hingestreckt liegen«. — Claus fordert neuerdings öfters zu fleißigerer Beachtung seiner älteren Arbeiten auf; sie verdienen dieselbe gewiss, aber auch Prüfung.

[1] Einen leisen Zweifel wagte ich schon vor mehr als 10 Jahren zu äußern, indem ich bemerkte (1882 pag. 105 Anmerk. 7), »dass die von mir genauer untersuchte Entwicklungsgeschichte eines Calaniden (*Lucullus acuspes*) für diese so sehr nahe liegende Hypothese keine Anhaltspunkte bot: die Kieferfüße treten bei ihrer ersten Anlage sofort getrennt auf«. Es sei noch erwähnt, dass Sars (Report on the Phyllocarida .... Challenger. Part 56. 1887 pag. 33—34) die Maxillipeden der Copepoden zwar in Übereinstimmung mit Claus als Äste eines Paares ansieht, dies Paar aber dem 1. Kieferfuß der Schizopoden homolog setzt, den er indessen nicht als 1. Thorax-, sondern als letzte Kopfgliedmaße betrachtet; die Maxille der Copepoden ist nach demselben Autor die 2. Maxille, da das 1. Maxillenpaar nicht entwickelt wurde.

[2] So in denen von R. Hertwig, Korschelt & Heider, A. Lang.

letztere Annahme den anatomischen und ontogenetischen Thatsachen nicht vollkommen gerecht wird.

Vor allen Dingen, wie soll man sich die Spaltung der einzigen Maxillipeden-Gliedmaße in zwei, das Selbständigwerden ihrer beiden Äste, das Verschwinden ihrer Basalglieder phylogenetisch vorstellen? Welches ist die Anpassung, unter deren Einfluss dieser eigenthümliche Vorgang sich abspielte? Die Gliedmaße wurde in den Dienst der Nahrungsaufnahme gezogen; aber warum musste sie sich dabei spalten, da doch die übrigen Mundgliedmaßen sich nicht zu spalten brauchten? warum musste sie ihre Basalglieder einbüßen, da doch die vorhergehenden Mundgliedmaßen, Maxillen und Mandibeln, besonders umfangreiche Basalia besitzen? Wie ist dieser Verlust namentlich für den hinteren Maxillipeden zu begreifen, der doch durch seine Länge und die hohe Zahl (7) seiner Glieder bei den meisten der höher stehenden Copepoden[1] zeigt, dass er eher einer Vermehrung als einer Verminderung seiner Gliederzahl bedurfte, als seine Function im Herbeischaffen von Nahrung zu bestehen begann? Dass Glieder mit einander verschmelzen und die Gliederzahl sich auf diese Weise vermindert, lässt sich häufig nachweisen; aber wie Glieder verschwinden können, zumal relativ so umfangreiche und muskelerfüllte und so nützliche wie die Basalia, das hätte Claus doch irgendwie dem Verständnis des Lesers näher bringen müssen, als er seine Hypothese aufstellte und so lange Zeit hindurch festhielt.

Der Außenast der Mundtheile der Gymnoplea ist immer ein Locomotionsorgan; er besitzt nie die für den Innenrand dieser Gliedmaßen, besonders ihrer Basalglieder, bezeichnenden lobenförmigen Auswüchse; und der vordere Maxilliped, der mit seinen langen Haken- und Reusenborsten ein typisches Greiforgan ist, der an lobenförmigen Auswüchsen reicher ist selbst als die Maxille, sollte nichts sein als ein Außenast?

Wie erklärt sich aus Claus' Hypothese, dass der zweite Maxilliped bei den höher organisirten Copepoden (Gymnoplea), wenn auch näher an der Mittellinie als der erste, doch fast immer und manchmal beträchtlich weiter hinten als dieser sitzt[2]? Als Innenast

---

[1] Worunter die Unterordnung der Gymnoplea zu verstehen ist; ich lege diese Gruppe der ganzen Betrachtung zu Grunde, weil ich mit Claus und Grobben sie für die ursprünglichsten unter den Copepoden halte.

[2] Dies Bedenken scheint das einzige zu sein, welches Claus bei seiner Hypothese aufgestoßen ist; aber statt eine Erklärung der nach hinten gerückten Lage des zweiten Maxillipeden zu versuchen, geht er daran vorüber mit der

des hypothetischen Maxillipeden-Spaltfußes saß er doch ursprünglich in der gleichen Höhe mit dem vorderen Maxillipeden; wie will Claus aus seiner Verwendung für die Ernährung eine Verlegung nach hinten ableiten? Oder sollte der vordere Maxilliped nach vorn gewandert sein? Die relative Entfernung desselben von der Maxille würde mit der letzteren Annahme in Widerspruch stehen.

Waren denn die Vorfahren der Copepoden so dürftig mit Gliedmaßen ausgestattet, dass Diese zwei aus einer machen mussten, um die für sie nothwendige Anzahl davon zu erwerben? Nach einer von Dohrn (1871 pag. 119 ff.) und Hatschek[1] begründeten Ansicht, welcher auch Claus (1885)[2] beigetreten ist, war das keineswegs der Fall; Claus spricht (1885 pag. 12, 93) den Protostraca, die er nunmehr auch auf vielgliedrige, annelidenähnliche Organismen zurück-

---

Bemerkung (1863 p. 28), dass die gegenseitige Lage der Kieferfüße sie »so schwer als Theile desselben Gliedmaßenpaares kenntlich mache«. Oder soll die angezogene Verschiebung des hinteren Maxillipeden bei den verschiedenen Lernaeopodengattungen etwa als vergleichend-anatomischer Beweis dafür gelten, dass er der zum vorderen Maxillipeden gehörige Innenast ist?

[1] B. Hatschek, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Lepidopteren; Dissertation Leipzig 1877 pag. 21 ff. — Studien über Entwicklungsgeschichte der Anneliden. in: Arb. Z. Inst. Wien, 1. Bd. 1878 pag. 277—304, 8 Taf. (pag. 77, 110).

[2] Diese Arbeit bezeichnet bis jetzt die letzte Stufe auf der Leiter der Crustaceen-Phylogenie, welche Claus erstiegen. Zunächst unter dem Einfluss von Fritz Müller's »Nauplius-Theorie« stehend, wurde er dann durch Dohrn, welcher (1871 pag. 119) Malacostraken wie Entomostraken von Phyllopoden ableitete, dazu geführt (1876), die Urphyllopoden als Vorfahren der Krebse zu construiren, zwar die »Zoëa-Theorie« zurückweisend, aber ohne sich von der Idee der Ahnenschaft des Nauplius losmachen zu können; erst nachdem Hatschek (1877, 1878) den Nauplius seiner Würde enthoben und Dohrn (1881) sich in gleichem Sinne geäußert, gab auch Claus (1885 pag. 93) den phyletischen Werth des Nauplius als Stammform auf. Dabei ist nun auffällig, wie wenig Claus seine Abhängigkeit von den Ideen Derer, in deren Spuren er wandelt, bemerkt, und wie eifrig er den Gegensatz hervorkehrt, in welchem er sich zu ihnen fühlt. Nicht die Phyllopoden seien die Ahnenformen, sondern die Urphyllopoden! und da man doch an der Neuheit dieser Entdeckung zweifeln konnte (vgl. Paul Mayer's Kritik von Claus 1876; in: Jena. Litteraturzeit. 1877 pag. 248), werden letztere (1885) in Protostraca umgetauft. Darüber wird man nun verschiedener Meinung sein können, wie weit die Übereinstimmung zwischen Phyllopoden und Urphyllopoden gehen mag, aber schwerlich hat Jemand beide identificiren wollen, jedenfalls nicht Dohrn, der die heutigen Phyllopoden als »letzte Ausläufer einer ehedem mächtigen und formenreichen Krebs-Ordnung« bezeichnet (1871 pag. 130), noch auch Hatschek, der sich mit der Construction des phyllopodenartigen Krebsahnen im Einzelnen gar nicht beschäftigte und der es vermuthlich für selbstverständlich ansah, dass man »Phyllopoden und Urphyllopoden aus einander zu halten« habe.

führt und von welchen er sowohl die Urmalacostraken wie auch die Entomostraken ableitet, außer einer gestreckten Körperform, einem vielkammerigen Rückengefäß und einer gleichartigen Ganglienkette auch »zahlreiche Körpersegmente«[1] zu, also doch wohl eine größere Zahl, als die heutigen Copepoden besitzen: somit muss er annehmen, dass bei der Umwandlung der Protostraken in Copepoden Segmente unterdrückt wurden; sollte dabei nun etwa ein Segment zu viel unterdrückt und dies Versehen später durch Spaltung einer Gliedmaße in zwei wieder ausgeglichen worden sein? Eine etwas complicirte Hypothese!

Endlich, wenn vorderer und hinterer Maxilliped der Copepoden einst die Äste eines und desselben Gliedmaßenpaares waren, wie erklärt sich ihre große Ähnlichkeit mit der 2. Maxille und dem 1. Brustfuß von *Euphausia*, *Penäus* und anderer Malacostraca, bei welchen diese beiden Gliedmaßen doch selbstverständlich den vollen morphologischen Werth je eines Spaltfußpaares besitzen? Wie erklärt es sich, dass der vordere Maxilliped Jener und die 2. Maxille Dieser in der ganzen Form und in dem Besitze einer Reihe etwa gleich großer, borstenbesetzter Loben am Innenrand übereinstimmen? Wie erklärt es sich, dass der hintere Maxilliped der Copepoden die gleiche typische Gliederzahl 7 aufweist, welche bei den Malacostraken durch die beiden Basal- und 5 Innenastglieder der Kieferfüße repräsentirt wird? Sind diese Ähnlichkeiten, die Claus nicht entgangen zu sein scheinen (vgl. 1885 pag. 28), bloß »äußerlich« oder bloß »secundär«? Aber wenn der Außenast (vorderer Maxilliped) des

[1] In Widerspruch hiermit setzt sich Claus freilich, wenn er (1876 pag. 91) von den Ostracoden, auch Abkömmlingen der Protostraken, sagt, es sei eine »willkürliche, durch nichts begründete« Vorstellung, diese Thiere von Stammformen herzuleiten, »welche bei viel bedeutenderer Größe eine viel größere Zahl von Gliedmaßenpaaren und eine höhere, complicirtere Organisation besessen hätten« (vgl. Dohrn 1871 pag. 133). Die Ostracoden haben hier eben noch nicht den Nauplius als Stammvater aufgeben und das Protostracon als solchen anerkennen wollen, wesshalb auch der Leser der erwähnten Arbeit (1876) kaum auf den Gedanken kommen konnte, dass Claus darin habe »den phyletischen Werth des Nauplius in Zweifel stellen (1885 pag. 93)« wollen. Zu der citirten »willkürlichen, durch nichts begründeten Vorstellung« von der Reduction der Rumpfsegmente bei Ostracoden, wie auch bei Copepoden, bekennt sich neuerdings übrigens auch Grobben, ohne aber auf den Gegensatz aufmerksam zu werden, in welchem zu dieser Vorstellung die auch von ihm adoptirte Auffassung der Maxillipeden als der Äste eines einzigen Gliedmaßenpaares steht. (K. Grobben, Zur Kenntnis des Stammbaumes und des Systems der Crustaceen. in: Sitzungsber. Akad. Wien. 101. Bd. 1. Abthlg. 1892 pag. 237—274.)

Copepoden-Kieferfußes eine solche Ähnlichkeit mit einer hauptsächlich aus Basale und Innenast bestehenden Gliedmaße (2. Maxille) höherer Krebse (vgl. Claus 1876 Taf. 1 Fig. 6, Taf. 2 Fig. 5) hat, so wäre dieselbe, wenn auch bloß secundär, doch wohl einer Erklärung werth. —

Ich sollte denken, eine Hypothese, die auf derartige Schwierigkeiten stößt, sei unannehmbar, sofern die Beobachtungen, aus welchen sie abgeleitet wurde, noch irgend eine andere Deutung erlauben.

Im Grunde ist es übrigens nur eine Beobachtung, auf welche Claus seine Hypothese von den Maxillipeden der Copepoden gebaut hat, die Beobachtung nämlich, dass bei *Cyclops*, *Diaptomus* und *Canthocamptus* die Maxillipeden aus einer Anlage hervorgehen sollen, die in der frühesten Form, in welcher sie wahrgenommen wurde, jederseits aus einem zweilappigen Querwulst bestehe[1]. Lässt nun in der That »die Larvenform an sich ein primitiveres Verhalten der Organe erwarten« (Claus 1885 pag. 22)? Ist insbesondere jeder Eigenthümlichkeit des Nauplius ohne Weiteres palingenetischer Werth zuzusprechen? Ist es nicht vielmehr seit längerer Zeit wahrscheinlich geworden, dass eher das Gegentheil der Fall ist? Aber obwohl sich Claus (1885 pag. 93) der letzteren Ansicht Hatschek's (1878) und Dohrn's (1881) angeschlossen hat, ist es für ihn noch immer selbstverständlich, dass die Maxillipeden der Copepoden, weil sie im Nauplius neben und nicht hinter einander erscheinen, auch phylogenetisch ihren ursprünglichen Platz neben und nicht hinter einander hatten und folglich nicht Repräsentanten zweier hinter einander folgender Gliedmaßen, sondern Außen- und Innenast einer und derselben Gliedmaße sind. Würden indessen bei allen Copepoden, auch bei solchen, wo der hintere Maxilliped des erwachsenen Thieres sich hinter dem vorderen befindet, die Maxillipeden in der von Claus beschriebenen Weise wirklich angelegt, so würden zwar noch alle oben gegen seine Auslegung dieses Befundes geäußerten Bedenken bestehen bleiben und den cenogenetischen Charakter der Maxillipeden-Ontogenese wahrscheinlich machen, aber

[1] Die späteren Nauplius-Formen anderer unbestimmter Gymnoplea und von *Achtheres*, bei denen der hintere Maxilliped schon als undeutlich gegliederter, cylindrischer Anhang, getrennt vom vorderen Maxillipeden, am Rumpfe sitzt, werden von Claus zwar ebenfalls zum Beweise herangezogen; welche Beweiskraft sie indessen für die Zusammengehörigkeit der Maxillipeden zu Einer Gliedmaße haben könnten, verstehe ich nicht; jedenfalls nicht eine größere, als die reifen Thiere.

ein Gegner dieser Auslegung hätte dann immerhin zu erklären, warum der hintere Maxilliped dicht an der Innenseite der Anlage der vorderen entstehe, also weiter vorn als er bei den Urcopepoden anzunehmen wäre und als er sich beim erwachsenen Thiere in der Regel vorfindet. Dass sich aber die Maxillipeden der Copepoden nicht in der Weise anlegen, wie Claus angegeben, wenigstens nicht bei den höher stehenden Gruppen, dass demnach die thatsächliche Grundlage seiner Hypothese eben so falsch ist, wie die darauf gebaute phylogenetische Ansicht unhaltbar, das soll weiter unten gezeigt werden.

Ehe ich indessen an die Besprechung von Nauplien gehe, deren Maxillipeden hinter einander angelegt werden, will ich zu zeigen versuchen, dass man den Bau der Maxillipeden der Copepoden morphologisch sehr viel besser begreift, wenn man sie, statt von dem unhaltbaren Standpunkte der Claus'schen Hypothese, vielmehr als zwei vollwerthige Gliedmaßenpaare ansieht.

Man kann die Stellung der Maxillipeden am Rumpf der Copepoden und ihren allgemeinen Bau aus der Thatsache ableiten, dass sie die hintersten Mundgliedmaßen sind. Die natürlichste Stellung der Mundgliedmaßen, d. h. diejenige, welche ihrer Funktion entspricht, ist die, bei der sie den Mund in einem kreisförmigen oder elliptischen Kranze umgeben. So ist ihre Stellung auch bei den Copepoden (vgl. Mon. Taf. 6 Fig. 6), wo die Ellipse nach vorn offen bleibt, nach hinten aber sich in mehr oder minder vollständiger Weise dadurch schließt, dass die hinteren Maxillipeden sich der Mediane mehr nähern, als die vorderen, welche derselben ihrerseits wieder etwas näher stehen als die Maxillen. Aus ihrer Funktion erklärt sich also die Annäherung der Maxillipeden, besonders der hinteren, an die Mediane, und wenn nun zugleich die Eigenschaften der Beute oder andere Besonderheiten der Ernährung es erfordern, dass der hintere Maxilliped sich der Mundöffnung nähert, so ergiebt sich auch die gelegentlich zu beobachtende Thatsache, dass der hintere Maxilliped hart am Innenrande des vorderen von der Rumpffläche abgeht.

Auch die auf den ersten Blick auffällige Erscheinung, dass mitten in der Reihe der zweiästigen Gliedmaßen zwei einästige, eben die Maxillipeden, auf einander folgen, erklärt sich aus ihrer Eigenschaft als hintere Mundgliedmaßen. Denn um ihren Dienst bei der Nahrungsaufnahme zu versehen, müssen die Mundgliedmaßen eine Drehung um ihre Längsachse ausführen, und eine um so stärkere,

je weiter entfernt sie von der Mundöffnung stehen: sie müssen ihren Innenrand, der zum Zwecke der Herbeischaffung und Zerkleinerung der Nahrung mit Loben und Borsten von allerlei Form ausgestattet ist, der Mundöffnung zu und also nach vorn, ihren Außenrand somit nach hinten kehren. Diese Drehung ist bei den zu beiden Seiten des Mundes articulirenden Mandibeln nicht nöthig, in geringem Grade ist sie es bei den Maxillen, mehr bei den vorderen Maxillipeden und am meisten bei den hinteren, wo sie gelegentlich beinahe 90° beträgt. Daraus folgt aber für den Außenast, dass er sich nur an den vorderen Gliedmaßen noch halten kann, an den hinteren aber mehr und mehr verkümmern muss, schon desshalb, weil die auf die Maxillipeden folgenden Ruderfüße durch ihre Bewegungen dem nach hinten gewendeten Außenast der hinteren Mundgliedmaßen den Raum zur Bethätigung nehmen würden. So lässt sich denn thatsächlich bei den Gymnoplea eine fortschreitende Rückbildung des Außenastes von den hinteren Antennen bis zum hinteren Maxillipeden nachweisen: der Außenast der hinteren Antennen ist meistens gestreckt und 6 bis 8gliedrig, der der Mandibeln verkürzt, aber noch 5gliedrig, wenn auch mit minder gut entwickelter Articulation der Glieder, der der Maxillen nur 1gliedrig — den beiden Maxillipeden fehlt er ganz, denn eine am Außenrande des vorderen sitzende, zuweilen lang gefiederte, zuweilen winzige oder ganz verkümmerte Borste wird sich wegen ihres zu proximalen Ansatzortes nicht als Rudiment eines Außenastes ansprechen lassen.

Umgekehrt wie der Außenast verhält sich, wie zu erwarten, der Innenast: er ist an den hinteren Antennen und Mandibeln zweigliedrig, an den Maxillen dreigliedrig, mit unvollkommener und nicht selten theilweis unterdrückter Gliederung, am vorderen Maxillipeden dreigliedrig, am hinteren meistens langgestreckt und 5gliedrig; aber charakteristischer noch als die Zunahme der Glieder ist die allmähliche Verdrängung seiner an den vorderen Gliedmaßen langen, dünnen, biegsamen, häufig fein gefiederten Borsten durch dickere, steife, hakige Borsten, die dann zu den stachligen Fang- und Reusenborsten der Maxillipeden überführen.

Endlich lässt ein vergleichender Blick über die Reihe der Mundgliedmaßen der Gymnoplea außer einer Rückbildung des Außenastes und einer stärkeren Ausbildung des Innenastes auch eine fortschreitende Zunahme der Basalglieder erkennen: wir finden das Basale der hinteren Antennen kürzer als die Äste und höchstens mit Andeutungen von Loben; an den Mandibeln ist es schon länger als

die Äste, und das 1. Basalglied ist in einen Fortsatz, die Kaulade, ausgewachsen; noch mehr verschiebt sich das Größenverhältnis zu Gunsten des Basale an den Maxillen, wo dies in die Länge und Breite gezogen ist und 2 bis 3 Loben am Innenrande trägt, und wir sehen uns nicht getäuscht, wenn wir das Basale an den Maxillipeden ebenfalls umfangreich und gut ausgestattet anzutreffen erwarten: sein Innenrand ist am vorderen mit 5 von langen Stachelborsten starrenden Loben besetzt; am hinteren ist es lang gestreckt, das Gelenk zwischen seinen beiden Gliedern öfters in eigenthümlicher Weise ausgebildet, und sein Innenrand zuweilen ebenfalls mit Stachelborsten besetzt, bei den Pontelliden, wo der distale Theil der Gliedmaße rückgebildet ist, sogar mit besonders langen und starken. — Man kann im Allgemeinen (vorbehaltlich einer Reihe von Ausnahmen) die äußere Hälfte der vorderen Gliedmaßen des Rumpfes als die locomotorische und respiratorische, die innere als die prehensile bezeichnen; mit der Bevorzugung der einen von beiden Funktionen pflegt dann die der anderen entsprechende Hälfte der Gliedmaße mehr oder weniger rückgebildet zu werden[1], und man wird es schon darum unwahrscheinlich finden, dass ein so ausschließliches Greiforgan wie der vordere Maxilliped nichts als ein Außenast sei.

Wenn man somit die Mundgliedmaßen der höheren Copepoden auf Grund ihrer Funktion vergleichend betrachtet, so folgt, dass an den hintersten von ihnen, den beiden Maxillipedenpaaren, die Außenäste unterdrückt werden, ihre Basalia und Innenäste dagegen sich mannigfaltig ausbilden mussten. Schon von diesem Gesichtspunkt aus ist daher die Ansicht, dass beiden Maxillipeden die Basalglieder fehlen, und dass der vordere Maxilliped lediglich ein isolirter Außenast sei, zurückzuweisen. Dagegen begreift sich sowohl der Bau dieser Gliedmaßen, ihre Einästigkeit und ihre Stellung am Rumpfe, wie auch ihre oben erwähnte Ähnlichkeit mit der zweiten Maxille und dem ersten Kieferfuß höherer Kruster vollkommen, wenn man sie als zwei selbständige Gliedmaßenpaare mit ausgefallenen

[1] Einen analogen Fall bieten auch die hinteren Antennen dar. Wie bei den Maxillipeden mit der Function, Nahrung zu erhaschen und festzuhalten, die Existenz eines Außenastes unverträglich ist, so bildet sich auch an den hinteren Antennen der Außenast bei Harpacticiden, Cyclopiden, Oncäiden, Corycäiden etc. immer mehr bis zum völligen Schwunde zurück, je mehr das Auftreten von Haken- und Klammerborsten am Innenast der Gliedmaße beweist, dass dieselbe, sei es ebenfalls zum Erhaschen von Nahrung, sei es zum Anklammern an andere Gegenstände oder an die Wirththiere, zu einem Greiforgan umgebildet wird.

Außenästen auffasst, und die Schwierigkeit, sich die Spaltung einer Gliedmaße in zwei überhaupt vorzustellen, sowie einen solchen Vorgang gerade für die Copepoden anzunehmen, deren Vorfahren man eine höhere Zahl von Gliedmaßen zuschreibt, fällt fort. —

Dass eine so bedenkliche und überflüssige Hypothese so lange Zeit unwiderlegt bestehen konnte, zeugt entweder für das außerordentliche Ansehen, welches Claus auf dem Gebiete der Carcinologie genießt, oder beweist, dass man im Allgemeinen zu leicht geneigt ist, ontogenetische Beobachtungen einfach in phylogenetische Vorgänge zu übersetzen, ohne sich um eine ausreichende Begründung für die Nothwendigkeit, die letzteren vorauszusetzen, ja auch nur um ihre Möglichkeit zu kümmern. Die obige Kritik der Claus'schen Hypothese und der Nachweis, dass die entgegengesetzte Ansicht die Thatsachen viel einfacher erklärt, möchten daher unter solchen Umständen vielleicht nicht genügen, jenen durch sein Alter fast ehrwürdigen und von so hoher Autorität vertretenen Irrthum zu beseitigen, und ich freue mich daher, auch aus der Ontogenese der Copepoden einige Beobachtungen mittheilen zu können, die vielleicht besser geeignet sind, diesen Zweck zu erreichen.

Schon Claus hatte den gedrungenen Bau des Nauplius von *Cyclops* als ein Hindernis für die richtige Erkenntnis von der Entwicklung der Mundtheile empfunden, und da er dieser Erkenntnis durch Untersuchung des etwas schlankeren Nauplius von *Diaptomus* immerhin um einen Schritt näher gekommen war, so richtete ich seit längerer Zeit meine Aufmerksamkeit besonders auf zwei sehr gestreckte Naupliusformen, die hier im Frühling, wenn auch nicht häufig so doch recht regelmäßig, unter den Plankton-Thieren zu finden sind.

Die eine dieser Naupliusformen, die sich vor der anderen durch einen etwas dickeren Rumpf auszeichnet, ist in Taf. 7 Fig. 1—4 abgebildet, und zwar in 2 Stadien, von denen ich das spätere (Fig. 2—4) aus dem früheren (Fig. 1) durch Züchtung erhielt. Jenes erscheint in Fig. 2 so, wie es nicht lange nach der voraufgehenden Häutung aussieht, in Fig. 3 so, wie es sich zur nächsten Häutung anschickt; mit dieser geht es dann in das jüngste Cyclopoidstadium über, das ich ebenfalls durch Züchtung erhielt und welches mir ermöglichte, die Nauplien als zu *Rhincalanus nasutus* Giesbr. gehörig zu bestimmen.

Beide Naupliusformen, die somit das vorletzte und letzte Metanauplius-Stadium von *Rh. nasutus* repräsentiren, besitzen einen bereits segmentirten Rumpf; die Trennung der Segmente ist auf dem Rücken

scharf, verstreicht aber auf der Bauchfläche. Die vorderste und zugleich schärfste Segmentation, welche auch schon in noch jüngeren Stadien[1] vorhanden ist, theilt den Rumpf in zwei Abschnitte, deren vorderer als Kopf zu bezeichnen ist, da er außer den drei Nauplius-Gliedmaßenpaaren noch die Anlagen von zwei weiteren Gliedmaßen enthält, und zwar im jüngeren der beiden Stadien (Fig. 1) nur noch diese beiden Anlagen. Auf den Kopf folgt der schmälere hintere Abschnitt des Rumpfes, welcher in dem jüngeren Nauplius (Fig. 1) vorn drei größere, darauf zwei oder drei kleinere paarige Anlagen von Gliedmaßen erkennen lässt. Wir haben daher in dem Stadium der Fig. 1 hinter einander fünf größere Anlagen von Gliedmaßenpaaren, von denen die beiden vorderen dem Kopf angehören, und wenn wir diese Anlagen in Fig. 2 und 3 verfolgen, so erkennen wir, dass aus ihnen die Maxille, der 1. Maxilliped, der 2. Maxilliped und die beiden vorderen Ruderfußpaare hervorgehen. Wir bemerken aber noch eine andere eigenthümliche Erscheinung, dass nämlich der Haufen von Ectodermkernen, aus welchem der 2. Maxilliped entsteht, in Fig. 1 etwa eben so weit seitlich liegt, wie die übrigen Haufen, dass er in Fig. 2 der Mediane schon näher gerückt und auch etwas nach vorn verschoben ist, und dass in Fig. 3, wo der Kernhaufen bereits die Form eines dreigliedrigen Zapfens angenommen hat, die

[1] Die Länge der Nauplien von *Rhincalanus* ist innerhalb desselben Stadiums sehr constant: das Stadium ultimum fand ich 1,25 mm, das St. penultimum 1,07 mm, das St. antepenultimum 0,93 mm lang; ferner fand ich noch eine geringe Zahl Nauplien von 0,87 und 0,67 mm Länge, von denen das kleinere vielleicht die Form repräsentirt, in welcher der Nauplius das Ei verlässt. In diesem jüngsten Stadium ist der Kopf vom hinteren Rumpfabschnitt noch nicht getrennt, und eine deutliche Gruppirung von Kernen ist nur in der Anlage der Maxillen wahrnehmbar; in dem Stadium von 0,87 mm ist die dorsale Trennung zwischen Kopf und Thorax scharf ausgeprägt, und außer der Anlage der Maxille auch die des vorderen Maxillipeden vollkommen deutlich abgegrenzt, während die folgenden Anlagen noch mehr oder minder in einander übergehen; auch im Stadium antepenultimum ist der hintere Abschnitt des Rumpfes noch nicht segmentirt, die Anlagen seiner ersten 3 Gliedmaßen aber schon deutlicher gesondert; im Stadium penultimum sieht man eine zarte Trennungslinie über den Rücken laufen, etwa in der Höhe der hinteren Grenze der Anlage des 1. Schwimmfußpaares; dieselbe ist im Stadium ultimum scharf (zwei weitere Segmentgrenzen sind dazu gekommen, wie Fig. 4 zeigt), und es lässt sich mit Bestimmtheit erkennen, dass das 1. Thoraxsegment des Nauplius die Anlagen des hinteren Maxillipeden und des 1. Schwimmfußes enthält. — Ich bemerke noch, dass die Nauplien bis auf das rothe Auge farblos sind, und dass bei den späteren Stadien constant zwei große Fettkugeln in der Darmwand des 1. Thoraxsegmentes und eine kleinere weiter hinten liegen.

Ursprungsstelle dieses Zapfens so weit nach vorn verlegt ist, dass man ihn als zum Kopfe gehörig betrachten möchte.

Außer dem Nauplius von *Rhincalanus* habe ich noch die Nauplien mehrerer anderer Gymnoplea-Arten auf die Ontogenese der Maxillipeden untersucht und dabei gefunden, dass jener die übrigen durch die klaren und unzweideutigen Bilder, welche die Anlagen seiner Gliedmaßen darbieten, übertrifft: nirgends sind die Gruppen von Kernen der Zellen, welche sich dann im Laufe der Entwicklung vermehren und zur Bildung der Gliedmaßen ordnen, so deutlich von einander geschieden; sondern die Kerne liegen im Ganzen dichter und sind auch in den zwischen den einzelnen Kerngruppen liegenden Räumen noch dicht genug gesät, um die Grenzen dieser Gruppen einigermaßen zu verwischen. — Immerhin aber bietet auch der andere der beiden oben erwähnten Nauplien, den man leicht an seiner noch etwas gestreckteren Rumpfform und an der langen, dicken stachligen einseitigen Schwanzborste erkennt, ein sehr günstiges Object für unsere Untersuchung dar. Er hat allerdings die Eigenthümlichkeit, leicht zu schrumpfen, dergestalt, dass die Seitenwände des Rumpfes der Länge nach sich einfalten und der ventrale Streifen wie eine Längsleiste hervortritt; aber auch an solchen Exemplaren sieht man an beiden Seiten dieser Leiste deutlich die 5 Kerngruppen der Maxillen, des vorderen und hinteren Maxillipeden und der beiden vorderen Fußpaare hinter einander liegen. Doch habe ich auch einige solche Nauplien unentstellt bis in den Canadabalsam bringen können und bilde einen solchen in Taf. 7 Fig. 5 ab[1]. Er stellt das vorletzte Metanauplius-Stadium einer *Pontella*-Art dar; seine Maxillen treten schon äußerlich als dreilappige Zäpfchen heraus; die 3 Lappen wer-

[1] Schon vor mehreren Jahren züchtete ich aus einigen Nauplien, ähnlich dem hier abgebildeten, Cyclopoide, die ich damals als zum Genus *Pontella* gehörig bestimmte; leider gingen mir die Präparate verloren, so dass ich nicht mehr feststellen kann, weder welcher Species von *Pontella* jene Nauplien angehörten, noch ob der hier abgebildete zu der gleichen Art wie jene gehört. Jedenfalls aber sind diese und mehrere andere Reihen von Nauplien, die ich im Golfe vertreten fand und die sich bei aller Ähnlichkeit durch ihre Größe, den Stachelbesatz ihres Schwanzes etc. von einander unterscheiden und als zu verschiedenen Arten gehörig erkennen lassen, Larven von Pontelliden (*Pontella, Anomalocera,* wohl auch *Monops* und *Pontellina*; der Nauplius von *Labidocera* ist kürzer) nicht aber von *Eucalanus* D. (*Calanella* Cls.), wie Claus (1866), getäuscht vermuthlich durch die Kopfform, den gestreckten Rumpf und die starke Asymmetrie der Schwanzborsten, gemeint hat; die Nauplien von *Eucalanus* haben eine andere Gestalt und sind, wenigstens der von *Euc. elongatus* D., eher dem von *Rhincalanus* ähnlich.

den sich als Außen-, Innenast und proximaler Innenrandlobus deuten lassen; die ersteren beiden sind mit langen Borsten besetzt, die ich in der Figur fortgelassen habe. Man gewahrt nun auch bei diesem Nauplius fünf deutlich (wenngleich minder scharf als bei *Rhincalanus*) gesonderte, hinter einander folgende Anlagen von Gliedmaßen, hinter deren zweiter (vorderer Maxilliped) die Grenze zwischen Kopf und hinterem Körperabschnitt verläuft. Ein Unterschied von dem Nauplius von *Rhincalanus* macht sich darin bemerklich, dass die 3 Anlagen der Maxillen, des vorderen und hinteren Maxillipeden der Mediane näher liegen als diejenigen der beiden vorderen Fußpaare, und darin dass die Anlage des hinteren Maxillipeden relativ kleiner ist; die letztere Eigenthümlichkeit begreift sich sehr wohl aus der geringen relativen Größe, welche der hintere Maxilliped auch bei den erwachsenen Pontelliden hat. Im nächsten Stadium, bald nach der Häutung, sieht man die 5 Paar Anlagen ziemlich genau in gleicher Entfernung von der Mediane hinter einander liegen, was besonders durch eine Annäherung der Fußanlagen an die Mediane, in geringerem Grade aber auch durch ein Abrücken der Maxillen und der vorderen Maxillipeden zu Stande gekommen ist; der hintere Maxilliped jedoch entfernt sich gleich Anfangs aus der Reihe der Gliedmaßen ein wenig nach der Mitte zu, und hat er am Ende der Periode dieses Stadiums die Form eines dreigliedrigen Stäbchens angenommen, so sieht man die beiden Stäbchen in der Mitte dicht bei einander liegen und bemerkt zugleich, dass ihre Anheftungsstellen sich nach vorn über die hintere Kopfgrenze hinaus verschoben haben, so weit, dass sie von der Spitze des nach hinten umgeklappten vorderen Maxillipeden überragt werden. — Es ergiebt sich demnach, dass die Ontogenese der Maxillipeden bei *Rhincalanus* und *Pontella*, d. h. bei Repräsentanten der beiden Hauptabtheilungen der Gymnoplea, der Amphascandria und Heterarthrandria, in der Hauptsache übereinstimmt.

Da dieses Ergebnis für den Zweck dieses Aufsatzes ausreicht, so unterlasse ich die Mittheilung einiger an anderen Nauplien gemachten Beobachtungen und erwähne nur, dass ich unter ihnen niemals einen fand, bei welchem die Anlage des hinteren Maxillipeden, d. h. die Zellgruppe, aus der er hervorgeht, sich auf der Innenseite derjenigen des vorderen Maxillipeden befunden hätte, wenn ich auch andererseits deren genug antraf, die den Nachweis, dass jene hinter dieser läge, nicht erlaubten und zwar wegen der oben erwähnten mangelhaften Abgrenzung der Zellgruppen der einzelnen

Gliedmaßen gegen einander. Bei manchen dieser Nauplien mit kürzerem Rumpfe wird im letzten Metanaupliusstadium der vordere Maxilliped stark nach außen gedrängt; da die Ansatzstelle des hinteren Maxillipeden in diesem Stadium bereits nach innen und vorn verschoben ist, und dieser somit fast in der gleichen Höhe mit dem vorderen entspringt, so können die Maxillipeden solcher gedrungenen Nauplien oberflächlich den Eindruck machen, als gehörten sie zusammen zu einem einzigen Gliedmaßenpaar (wenn sie auch niemals nach Art der Äste der folgenden Gliedmaßen durch ein Basale verbunden sind): das war besonders der Fall bei dem Nauplius von *Temora stylifera*[1].

Man wird fragen, wie Claus zu seiner irrthümlichen und trotzdem so lange festgehaltenen Anschauung von der Ontogenese der Maxillipeden gekommen ist, und man wird vielleicht noch mehr erstaunt sein, dass Grobben (1881) in seiner Entwicklungsgeschichte des *Calanus finmarchicus* (*Cetochilus septentrionalis*) jene Anschauung nicht berichtigt hat.

Offenbar sind die Nauplien von *Cyclops* keine günstigen Objecte für das Studium der Entstehung der Maxillipeden, und auch diejenigen einiger Gymnoplea, die Claus später untersuchte, waren nicht geeignet, Jemanden, dessen Anschauung über diese Gliedmaßen einmal eine falsche Bahn eingeschlagen hatte, auf den richtigen Weg zu bringen. Denn diese Nauplien sind alle von gedrungenem Körperbau, ihre Gliedmaßen stehen zusammengedrängt, und es mag sein, dass auch bei diesen Nauplien, wie bei dem oben erwähnten von *Temora*, die Anlage des vorderen Maxillipeden so weit auf die Seite geschoben wird, dass man ihn in den Stadien, wo er noch nicht aus der Bauchfläche mit seinen Loben und Börstchen hervortritt, leicht übersieht; in dem letzten Metanaupliusstadium dieser Arten aber, in dem die Maxillipeden schon als Gliedmaßenstummel äußerlich sichtbar sind (außer dem Nauplius von *Achtheres* vgl. auch die von Claus 1863 Taf. 1 Fig. 5 und 7 abgebildeten), ist dann der hintere schon, ähnlich wie bei den späteren Entwicklungsformen, der Innenseite des

[1] Dieser Nauplius, kenntlich an dem breiten Kopfschild, den ventralen Stacheln am Hinterleibe und besonders an den langen, dicken, symmetrischen, nach beiden Seiten gespreizten Schwanzborsten, wurde auch von Claus bei Nizza häufig beobachtet und (1866, Taf. 5 Fig. 20, 21) abgebildet; Claus glaubte kaum zu irren, wenn er ihn auf *Clausocalanus arcuicornis* D. (*Eucalanus mastigophorus* Cls.) bezog; indessen züchtete ich daraus *Temora stylifera*, auf welche Art der Nauplius auch schon durch seine Kopfform hinweist.

vorderen nahe gerückt und mag so zu der Täuschung Anlass geben können, dass er gemeinsam mit diesen aus einer Anlage entstanden sei. So weit ist Claus' Beobachtungsfehler also allenfalls begreiflich. Anders aber verhält es sich mit dem oben erwähnten Pontelliden-Nauplius, den Claus bei Nizza (1866 Taf. 5 Fig. 22) beobachtete: derselbe bot ein ausgezeichnetes Object zu nochmaliger Prüfung der Frage, und der Anlass zu einer solchen hätte wohl vorgelegen, wenn sich Claus daran erinnert hätte, dass er schon einmal seine Behauptungen über die Entstehung der Mundtheile von *Cyclops* hatte widerrufen müssen. Denn bei diesem 2,3 mm langen Nauplius, der das letzte Stadium vor der Umwandlung in das Cyclopoidstadium darstellt und den ich auch bei Neapel wiederfand, sind auch die äußeren Anlagen beider Maxillipedenpaare mit großer Deutlichkeit erkennbar und liegen weit hinter einander; der vordere tritt aus der Bauchfläche am hinteren Theile des Kopfsegmentes mit einer schrägen Reihe von Höckern und Börstchen, der hintere aus dem 1. Thoraxsegment mit einem kleinen beborsteten Zipfel heraus. Wie oberflächlich muss Claus diesen Nauplius untersucht haben, dass er den vorderen Maxillipeden, wie aus seiner Abbildung mit Sicherheit zu erkennen, vollständig übersah und zu dem Ergebnis gelangen konnte, dass sich »somit auch die Entwicklung dieser marinen Calanide genau an die von *Cyclops* und *Cyclopsine* anschließt«!

Hätte Claus die günstige Beschaffenheit dieses Objectes besser benutzt, statt durch immer neue Wiederholungen der Behauptung von der gemeinsamen Entstehung der Maxillipeden auch Anderen eine Nachuntersuchung überflüssig erscheinen zu lassen, so hätte auch Grobben vermuthlich die Entwicklung der Maxillipeden von *Calanus finmarchicus* eingehender zu verfolgen sich veranlasst gesehen. So aber bemerkt Grobben von dem Stadium (1881, Taf. 3 Fig. 25), in welchem die ersten (inneren) Anlagen der Maxillipeden zu beobachten gewesen wären, nur, dass die Maxille als kleiner zweiästiger Fuß auftritt, und vom nächsten Stadium (Fig. 26), dem letzten Metanauplius, beschreibt er nur die äußere Form der Gliedmaßen, darunter auch diejenige der nun schon nicht mehr an ihrem ursprünglichen Platze befindlichen Maxillipeden.

Dagegen war für Canu die Ontogenese der Maxillipeden und die Beziehung der beiden Paare zu einander immerhin ein discutirbares Problem, wie die Worte beweisen, mit welchen er den Abschnitt über die »zweite Maxille« in seiner oben (pag. 73) citirten vortrefflichen Arbeit über die Copepoden des Boulonnais einleitet.

Wenn seine Untersuchung ihn trotzdem zum Anschluss an die Auffassung von Claus führte, so lag das offenbar daran, dass ihm Arten vorlagen, deren Nauplien wegen ihrer Kleinheit und Gedrungenheit für das Studium der Frage sehr ungünstige Objecte abgaben.

Die mitgetheilten Beobachtungen über die Ontogenese der Maxillipeden der Gymnoplea erlauben folgende Schlüsse:

1) dass der hintere Maxilliped hinter dem vorderen Maxillipeden und nicht auf seiner Innenseite angelegt wird,
2) dass die Grenze zwischen Kopf und hinteren Rumpfabschnitt des Nauplius zwischen die beiden Maxillipedenpaare fällt, so dass also der vordere Maxilliped die letzte Kopf-, der hintere eine (wohl die erste) Thoraxgliedmaße ist;
3) dass die Anlage des hinteren Maxillipeden während ihrer weiteren Ausbildung nach der Mitte des Rumpfes und nach vorn wandert, so dass der hintere Maxilliped bei den Cyclopoid-Stadien und am ausgewachsenen Thiere zum Kopfe zu gehören scheint:
4) dass das sogenannte erste Thoraxsegment in Wirklichkeit zweien Somiten homolog ist, welche während der ganzen Ontogenese nicht zur Sonderung gelangen.

Ob diese Schlüsse für alle Gymnoplea, und wie weit sie für die Copepoden zutreffen, muss einstweilen dahingestellt bleiben; möglich ist immerhin, dass bei manchen freilebenden Arten wegen des gedrungenen Baues der Nauplien, und bei manchen Parasiten außerdem wegen der Abkürzung der larvalen Entwicklung der hintere Maxilliped nicht mehr zunächst hinter, sondern sogleich innen von dem vorderen angelegt wird. Dass es aber auch Parasiten giebt, bei denen der hintere Maxilliped hinter dem vorderen angelegt wird und sich erst später nach der Mediane hin verschiebt, hat Ed. van Beneden (1870 *a*, pag. 241 ff., Fig. 12—18) gezeigt, und zwar gerade für einige Arten, die demjenigen Genus (*Achtheres*) sehr nahe stehen, für welches Claus ohne Rücksicht auf die Angaben van Beneden's noch i. J. 1887 die Entstehung der Maxillipeden neben einander nachgewiesen zu haben behauptete! Zu einer Kritik von Claus' Auffassung der Maxillipeden hat van Beneden seine Befunde nicht verwerthet.

Wenn es sich schon als ganz unwahrscheinlich herausstellte, dass selbst unter der Voraussetzung der Richtigkeit von Claus' Angaben über die Ontogenese der Maxillipeden diese Gliedmaßen nichts als die Äste Eines Paares seien, so bedarf es wohl nicht erst einer näheren Begründung, dass jene Hypothese mit der Ontogenese, wie wir sie jetzt in ihrer typischen Form bei *Rhincalanus* und *Pontella*

kennen gelernt, völlig unvereinbar ist[1]. Wir werden vielmehr in dieser Ontogenese wesentliche palingenetische Elemente finden und annehmen dürfen, dass bei den Vorfahren der Copepoden die 5 Gliedmaßen von der Maxille bis zum 2. Schwimmfuß in zwei Parallelreihen hinter einander am Rumpfe articulirten, dass der hintere Maxilliped dem auf den Kopf folgenden Segmente angehörte und dass er allmählich, dem sich an ihm vollziehenden Funktionswechsel gemäß, nach innen und nach vorn bis auf das Kopfsegment rückte, was ihm durch die geringe Tiefe der ventralen Integumentfalte zwischen Kopf und Thorax erleichtert werden mochte. Als cenogenetisches Element wird zu betrachten sein, dass beide Maxillipeden in ihrer Anlage keine Spur von Zweiästigkeit erkennen lassen[2].

[1] Sollte Claus auf Grund der obigen Mittheilungen etwa seine Ansicht über die Maxillipeden erschüttert fühlen und der meinigen einige Berechtigung zuerkennen, so wäre es sehr im Interesse der Sache, wenn er seine Sinnesänderung etwas klarer kund gäbe, als er es bei einer früheren Controverse gethan hat, bei welcher es für Uneingeweihte nicht ganz leicht sein mochte, aus der stachlichen Schale seiner Polemik den süßen Kern seiner Zustimmung herauszuschälen. Es handelte sich damals nämlich darum, wer Recht habe, Claus, der alles Wesentliche von secundären Genitalcharakteren bei freilebenden Copepoden schon im J. 1863 gesehen zu haben behauptete, oder ich (1891 α), der ich meinte, er habe davon fast nichts gesehen. Claus gab nun allerdings zu, dass das Recht in dieser Sache nicht auf seiner Seite sei; aber er that das auf ganz besondere Weise: er stellte einfach in Abrede, gesagt zu haben, dass er alles Wesentliche gesehen, behauptete vielmehr (1891 β, p. 434), ich hätte ihm diese »unwahre Meinung untergeschoben«, und bemängelte daraufhin meine Liebenswürdigkeit, auf die er wohl einen mir unbekannten Anspruch haben muss, und meine Wahrheitsliebe. Da es nun unerlässlich ist, nicht nur im Besitze der letzteren Qualität zu sein, sondern auch, dass man von Anderen in ihrem Besitz gewusst wird, so citire ich hier die Sätze, aus denen ich meine »unwahre Meinung« entnahm: »Sieht man nun aber mein Copepodenwerk etwas sorgfältiger durch, so findet man eine ganze Reihe, jedenfalls alle wesentlichen Sexualdifferenzen und auch diejenigen, welche Brady später als solche hervorhebt, bereits beschrieben . . . Man sieht hieraus, dass in meinem Werke nicht nur an den vorderen Antennen und dem 5. Fußpaar, sondern auch an den hinteren Antennen, Kiefern, Kieferfüßen, sowie Schwimmfüßen der verschiedenen Paare die sexuellen Unterschiede, wenn auch nicht erschöpfend für alle Gattungen, so doch so weit sie wesentliche Umgestaltungen betreffen, eingehende Berücksichtigung fanden« (Claus 1891, p. 154, Zeile 19 v. u. und p. 155, Zeile 8 v. u.). Die Klage, dass Claus unklar schreibt, ist zwar allgemein; aber wenn selbst diese Sätze anders zu verstehen sind, als ich sie verstanden, so erlaube Claus, dass ich ihm mit Fritz Müller's Worten (Jena. Zeitschr. 10. Bd. pag. 272) frage: »Wie kann erwarten, richtig verstanden zu werden, wer immer etwas Anderes sagt, als was er meint?«

[2] Wenn man bei der langjährigen Gewöhnung an Claus' Hypothese geneigt sein sollte, in diesem Umstande einen derselben günstigen Faktor zu er-

Unter diesen Umständen war ich im Recht, wenn ich in die Diagnose der Ordnung der Copepoden (Mon. pag. 40) als hauptsächliches Merkmal den Besitz von sechs Kopfgliedmaßen beim frühesten Cyclopoid-Stadium aufnahm[1]: denn die letzte derselben, der hintere Maxilliped, scheint den übrigen Entomostraken-ordnungen zu fehlen. Dabei möchte ich freilich den Ausdruck Kopfgliedmaßen nicht morphologisch urgirt sehen, da es sich nur um eine systematische Diagnose handelte, in welcher der Satz einfach besagen sollte, dass der vordere, nicht weiter segmentirte Abschnitt des Rumpfes mit 1) den vorderen Antennen, 2) den hinteren Antennen, 3) den Mandibeln, 4) den Maxillen, 5) den vorderen, 6) den hinteren Maxillipeden ausgestattet ist; die Diagnose sollte weder die Meinung, dass die vorderen Antennen den übrigen Gliedmaßen homolog seien, noch dass die hinteren Maxillipeden unter die eigentlichen Kopfgliedmaßen gehören, ausdrücken.

Aus meiner Auffassung der Maxillipeden ließe sich für die Nomenclatur der Mundgliedmaßen der Copepoden eine Consequenz ziehen, die ich in meiner Monographie nicht gezogen habe, weil ich mich scheute, Benennungen umzustoßen, die eine Reihe von Jahrzehnten hindurch bei Beschreibungen allgemein im Gebrauche gewesen sind;

blicken, mit Rücksicht etwa auf solche Thatsachen wie diejenige, dass die hinteren Antennen auch derjenigen Copepoden, bei denen sie im ausgewachsenen Zustand nur einen Ast haben, zweiästig angelegt werden und in dieser Form durch mehrere Stadien persistiren, so wären dagegen andere Fälle anzuführen, in welchen zweifellos vollwerthige und auf Spaltfüße zurückführbare Gliedmaßen in ihrer Ontogenese niemals zweiästig erscheinen. Statt Bekanntes zu citiren, theile ich folgende Beobachtung aus der Embryogenese von *Squilla mantis* mit. Die Anlage der Maxillipeden dieses Thieres, insbesondere des Putz- und Raubfußes, ist in keinem embryonalen oder larvalen Stadium zweiästig oder zweilappig. Nun besitzt aber bekanntlich die jüngste pelagische Larve anderer Squilliden (*Lysiosquilla*), welche Claus als Erichthoidina bezeichnet hat und welche höchstwahrscheinlich in dieser oder nur wenig abweichender Form das Ei verlässt, 5 übereinstimmend gebaute Spaltfüße, von denen die beiden vorderen Paare sich unter Verlust des Außenastes eben in den Putz- und Raubfuß umwandeln. So ist nicht daran zu zweifeln, dass das der Erichthoidina-Larve entsprechende Stadium von *Squilla*, ehe es in die embryonale Entwicklungsperiode verlegt wurde, ebenfalls zweiästige Maxillipeden gehabt hat; trotzdem verrathen diese während ihrer Ontogenese nicht mehr, dass sie einst, vielleicht vor relativ kurzer Zeit, Spaltfüße waren.

[1] Wenn ich es fraglich ließ, ob stets 6 Kopfgliedmaßen vorhanden seien, so lag das daran, dass der hintere Maxilliped den erwachsenen Thieren (*Ergasilus* etc.) fehlen kann, und ich nicht wusste, ob er in solchem Fall nicht auch schon den ersten Cyclopoid-Stadien abgeht; inzwischen wies Canu (l. c. p. 59, 86, 89) sein Fehlen bei denen von *Enterocola* und *Aplostoma* nach.

aber richtiger wäre es immerhin und obendrein mehr in Übereinstimmung mit der Benennung der Mundtheile anderer Ordnungen, wenn man, zumal bei morphologischen oder phylogenetischen Betrachtungen, die Maxille der Copepoden als erste Maxille, den vorderen Maxilliped als zweite Maxille und den hinteren Maxilliped schlechthin als Maxilliped bezeichnete; eine analoge Benennung ist übrigens in der citirten Arbeit von Canu angewandt worden, der, allerdings im Anschluss an Claus' Auffassung, die Maxille als 1. Maxille und die beiden Maxillipeden zusammen als 2. Maxille bezeichnet. Eine Störung hat die Einheitlichkeit der morphologischen Nomenclatur neuerdings durch Claus[1] erlitten, der die sonst als 2. Maxille bezeichnete Gliedmaße der Ostracoden Kieferfuß nennt und zwar auf Grund ihrer Function. Abgesehen davon, dass es schwierig sein dürfte, die Function einer Maxille von der eines Kieferfußes scharf zu unterscheiden, scheint mir das Princip dieser Namenänderung anfechtbar; denn wenn die Namen der Gliedmaßen auch ursprünglich nach ihrer Function gewählt sein mögen, so ist doch als Princip festzustellen, dass die homologen Gliedmaßen mit gleichlautenden Namen zu benennen sind, und man derselben Gliedmaße nicht nach ihrer, zuweilen in derselben Ordnung wechselnden Function verschiedene Namen beilegen darf.

Nachschrift.

Während des Druckes der vorstehenden Arbeit wurde ich mit folgenden beiden Abhandlungen bekannt:

Thomas Scott, Additions to the fauna of the Firth of Forth. in: 10. Annual Rep. Fish Board Scottland 1892 pag. 244—272 T. 7—13.

H. J. Hansen, Zur Morphologie der Gliedmaßen und Mundtheile bei Crustaceen und Insecten. in: Zool. Anzeiger 16. Jahrg. 1893 pag. 193—198, pag. 201—212.

Die erstere Arbeit enthält Beschreibungen zweier neuer Genera, die zu den Gymnoplea gehören, und von denen das eine, *Stephos*,

[1] C. Claus, Beiträge zur Kenntnis der Süßwasser-Ostracoden. in: Arb. Z. Inst. Wien, 10. Bd. 1892. pag. 147—216. 12 Taf. (pag. 184).

wohl mit dem in meiner Monographie aufgestellten und oben mehrfach erwähnten Genus *Möbianus* identisch ist. Leider kann ich aus dem mir vom Verfasser zugeschickten Abdruck das Datum des Erscheinens der Arbeit nicht ersehen und also auch nicht feststellen, ob der Name *Stephos* etwas früher oder etwas später als *Möbianus* publicirt ist; jedenfalls stammen beide aus dem Jahre 1892; den Namen *Stephos*, sowie diejenigen der meisten übrigen in der citirten Arbeit beschriebenen neuen Genera und Species bezeichnet Scott übrigens als »provisional«. Die Species *St. minor* ist, nach der Figur von dem 5. Fußpaar des ♂ zu urtheilen, verschieden von *M. gyrans*. Das andere der beiden Genera, *Pseudocyclopia*, gehört weder zur Familie der Misophriidae, zu welcher es der Autor stellt, noch etwa zur Familie der Pseudocyclopidae; denn da Scott die ♂ beider Arten des Genus (*crassicornis* und *minor*) und ihr 5. Fußpaar beschreibt, dabei aber nicht erwähnt, dass eine ihrer vorderen Antennen ein geniculirendes Greiforgan ist, so darf man annehmen, dass *Pseudocyclopia* zu den Gymnoplea Amphascandria (Familie Calanidae Giesbr.) gehört, innerhalb deren es wegen der Kürze und der eigenthümlichen Gliederung seiner vorderen Antennen eine isolirte Stellung einnimmt.

Der 11. Abschnitt der Arbeit Hansen's beschäftigt sich mit der Frage nach dem morphologischen Werth der sogenannten beiden Maxillipeden der Copepoden und lautet folgendermaßen: »An einer Reihe großer Larven (Metanauplien), zur Familie Calanidae gehörig, habe ich Antennulen, Antennen und Mandibeln, wie bei den Nauplius entwickelt, gefunden, hinter jenen 5 deutliche, aber kleine Plattenpaare, die die Anlage zu 5 Gliedmaßenpaaren sind, und von welchen nur die 2 letzten eine Andeutung zu einer Spaltung zeigen; diese Anlagen sind also, den Verfassern gemäß, Maxillen, 1. und 2. Paar Kieferfüße sammt 2 Paaren von Schwimmbeinen. Die Anlagen des 1. und 2. Paares der Kieferfüße entspringen ziemlich weit hinter einander, sind daher vollständig unabhängig von einander, ja man sieht noch dazu auf dem Rücken und auf der Seite des Thieres eine deutliche Segmentirung, die sich als ein schwacher Streifen zwischen diesen 2 Anlagen über die ventrale Seite erstreckt. Dass meine Deutung dieser Anlagen correct ist, lässt sich dadurch bestätigen, dass ich Exemplare von dem nachfolgenden Stadium, mit allen 5 Paaren ganz gut entwickelt, besitze, und nur 2 derselben sind Schwimmfüße. Ich meine daher den sicheren Schluss ziehen zu können (unter den Eucopepoden sind eben nach

Grobben die Calaniden die „phylogenetisch ältesten Formen“), dass das 1. und 2. Paar von Kieferfüßen ganz unabhängig von einander angelegt werden, sie entsprechen also jedes ihrem Gliedmaßenpaar und nicht dem Außen- und Innenast desselben Gliedmaßenpaares. Zufolge den Eigenthümlichkeiten in dem Bau und der relativen Stellung der Maxillen und Kieferfüße bei den freilebenden und schmarotzenden Copepoden sehe ich die Maxillen für homolog mit den Maxillulen [1. Kieferpaar oder 1. Maxille] an, das 1. Paar der Kieferfüße für homolog mit den Maxillen [2. Kieferpaar oder 2. Maxille] bei den Malacostraken, das 2. Paar der Kieferfüße für homolog mit den Kieferfüßen (z. B. bei den Amphipoden) und mitunter dieselbe Tendenz zu einem gegenseitigen Zusammenschmelzen zeigend.« — Wie man sieht, deckt sich Hansen's Auseinandersetzung vollkommen mit dem ontogenetischen Theil meines Nachweises von der Selbständigkeit der beiden Maxillipedenpaare, und seine Anschauungen von der Homologie der Copepodenmundtheile mit denen der Malacostraca sind demgemäß mit den meinigen identisch. Dass diese Ansicht, die ich schon 1882 (pag. 105) andeutete und in meiner Monographie (pag. 40) bestimmt formulirte, ohne sie jedoch hierin begründen zu können, in Hansen einen Vertreter gefunden hat, wird ihr um so eher zur Anerkennung verhelfen, als Hansen sich in der citirten Arbeit als einen ausgezeichneten Kenner der Morphologie der Arthropodengliedmaßen erweist.

Erklärung der Abbildungen

auf Tafel 5—7.

Ab1, 2, 3 etc. Segmente des Abdomens
Aes Aesthetask
B Basalglied
Ce Kopfsegment
P Fuß, *Pd* rechter, *Ps* linker
Re, Ri Außenast, Innenast
Se, Si, St Außen-, Innen-, Terminalborste
Th1, 2, etc. Thoraxsegmente.

Tafel 5.

Fig. 1—15 *Misophria pallida.* p. 56—64.

Fig. 1. ♀ Dorsal. Vergr. 120.
Fig. 2. ♀ Hinterkörper, ventral. Vergr. 300.
Fig. 3. ♂ Hinterkörper, ventral. Vergr. 300.
Fig. 4. ♀ Mund, ventral. Vergr. 225.
Fig. 5. ♀ Mund, lateral. Vergr. 225.
Fig. 6. ♀ 5. Fuß. Vergr. 300.
Fig. 7. ♀ 4. Fuß. Vergr. 300.
Fig. 8. ♀ Maxille, Vorderfläche. Vergr. 300.
Fig. 9. ♀ vordere Antenne. Vergr. 300.

Fig. 10. ♂ vordere Antenne, obere Fläche. Vergr. 300.
Fig. 11. ♀ 1. Fuß. Vergr. 300.
Fig. 12. ♀ vorderer Maxilliped. Vergr. 300.
Fig. 13. ♀ hinterer Maxilliped. Vergr. 300.
Fig. 14. ♀ Mandibel. Vergr. 300.
Fig. 15. ♀ hintere Antenne. Vergr. 300.

Fig. 16—31 *Pseudocyclops umbraticus*. p. 64—72.

Fig. 16. ♀ hintere Antenne. Vergr. 300.
Fig. 17. ♀ vorderer Maxilliped. Vergr. 300.
Fig. 18. ♀ Mandibel. Vergr. 300.
Fig. 19. ♀ 1. Fuß. Vergr. 300.
Fig. 20. ♀ Mund, ventral. Vergr. 225.
Fig. 21. ♀ Dorsalansicht. Vergr. 150.
Fig. 22. ♀ Lateralansicht. Vergr. 150.
Fig. 23. ♀ 4. Fuß. Vergr. 300.
Fig. 24. ♀ 5. Fuß. Vergr. 300.
Fig. 25. ♀ hinterer Maxilliped. Vergr. 300.
Fig. 26. ♂ 5. Fuß. Vergr. 300.
Fig. 27. ♀ Maxille, hintere Fläche, Vergr. 300.
Fig. 28. ♀ Maxille, vordere Fläche, Vergr. 300.
Fig. 29. ♀ Genitalsegment, halb lateral, halb ventral, etwas schematisch.
Fig. 30. ♀ vordere Antenne. Vergr. 300.
Fig. 31. ♂ vordere rechte Antenne. Vergr. 300.

Tafel 6.

Fig. 1—11 *Hersiliodes latericius* ♀. p. 73—75.

Fig. 1. Dorsal. Vergr. 30.
Fig. 2. Mund und Mundtheile in situ. Vergr. 100.
Fig. 3. Vordere Antenne. Vergr. 150.
Fig. 4. 1. Fuß. Vergr. 150.
Fig. 5. 5. Fuß. Vergr. 75.
Fig. 6. Copie nach Grube.
Fig. 7. Rechte Genitalöffnung, ventral (etwas lateral). Vergr. 200.
Fig. 8. 1. Maxilliped. Vergr. 200.
Fig. 9. Hintere Antenne, hintere Fläche. Vergr. 200.
Fig. 10. Maxille. Vergr. 200.
Fig. 11. Mandibel. Vergr. 300.

Fig. 12—21 *Clausia lubbockii* ♀. p. 79—83.

Fig. 12. Mund und Mundtheile in situ. Vergr. 200.
Fig. 13. Analsegment mit Furca. Vergr. 200.
Fig. 14. 5. Fuß, Vorderfläche. Vergr. 150.
Fig. 15. Vordere Antenne, obere Fläche. Vergr. 200.
Fig. 16. Mandibel. Vergr. 400.
Fig. 17. Hintere Antenne, Vorderfläche. Vergr. 300.
Fig. 18 3. Fuß. Vergr. 300.
Fig. 19. 4. Fuß. Vergr. 300.
Fig. 20. 1. Fuß. Vergr. 300.
Fig. 21. Dorsalansicht. Vergr. 30.

Tafel 7. p. 93—96.

Fig. 1. *Rhincalanus nasutus*; Metanauplius penultimus; Ventralseite des hinteren Rumpfabschnittes; die Ektodermkerne im hintersten Körperende sind, wie auch in Fig. 2 und 5, fortgelassen. Vergr. 100.

Fig. 2. - - Metanauplius ultimus; Ventralseite des mittleren Rumpfabschnittes. Vergr. 100.

Fig. 3. - - Metanauplius ultimus kurz vor der Häutung; Ventralseite. Vergr. 100.

Fig. 4. - - Metanauplius ultimus; Dorsalseite; die Vertheilung der Gliedmaßen auf die Segmente des Rumpfes ist angedeutet. Vergr. 75.

Fig. 5. *Pontella* sp.; Metanauplius penultimus; Ventralseite. Vergr. 200.

Die Gruppe der Doridiiden.

Von

Dr. R. Bergh

in Kopenhagen.

Mit Tafel 8.

Die Charakteristik der Gruppe wird augenblicklich etwa wie folgt zu formuliren sein:

Corpus supra clypeis duobus discretis tectum: anterior antice truncatus, marginibus lateralibus paullum solutis, posteriore magis; posterior marginibus lateralibus vix solutis, postice utrinque in processum alaeformem applanatum continuatus. Podarium latum, antice et postice truncatum, utrinque in pleuropodium evolutum, quod reflexum latera corporis et p. p. dorsum obtegere potest. — Testa interna, postica, massam visceralem posticam pro parte obtegens, e spira minuta et anfractu singula lata formata, omnino cuticularis vel spira et parte posteriore anfractus calcificata. — Branchia postica, in latere dextro sita, magna, compressa, bipinnata.

Bulbus pharyngeus colosseus, prismaticus, magnopere muscularis, mandibulis et lingua destitutus.

Penis sulco superficiali praeditus, prostata magna gemina vel simplex.

Die Doridiiden sind von sehr eigenthümlichen Formverhältnissen und somit leicht kenntlich. Der Rücken wird gleichsam von zwei länglichen Schildern bedeckt. Das vordere, das vom kleinen Kopfe im Vorderrand kaum getrennt ist, lässt die Seitenränder ein wenig frei vortreten, viel mehr abgelöst aber ist das hintere, welches sich lappenartig über den vorderen Rand des Hinterschildes legen kann; seitlich unweit vom Vorderrande finden sich die im Schilde liegenden

Augen, und außerhalb derselben entwickeln sich mitunter (*Navarchus*) Rhinophorien, die eingerollt sind, denen der Pleurobranchen ziemlich ähnlich. Die Schilder sind durch einen schmalen Zwischenraum geschieden, welcher seitwärts etwas breiter sich in die Körperseiten hinab fortsetzt. Das Hinterschild hat auch einen angehefteten Vorderrand und die Seitenränder sind kaum abgelöst: das Hinterende geht in der Mitte in den vom Fuße abgelösten Hintertheil des Körpers über; an den Seiten verlängert es sich nach unten und hinten in je einen flügelartigen abgeplatteten Fortsatz; bei einigen Arten trägt der linke Flügel noch einen besonderen, sehr beweglichen Faden (Flagellum). Die Körperseiten sind etwas convex, etwa in der Mitte der Körperlänge steigen sie, wie erwähnt, etwas höher hinauf; vorn an jeder Seite, in der Nähe des Schildrandes, findet sich meistens (*Doridium*) ein länglicher, eigenthümlich differentiirter Fleck, vielleicht ein Riechorgan[1]. An der rechten Seite liegt, wie bei den verwandten Gruppen, ganz vorn die Penisöffnung, dann die lange Samenrille, von der unter der Kieme liegenden Vulva ausgehend, endlich die mächtige langgestreckte Kieme und oberhalb derselben die Analpapille. Die vom Rande des Hinterschildes bedeckte kleine Kiemenhöhle beherbergt nur die Analpapille und den durch ein Mesenteriolum an das Dach der Höhle befestigten Grund der Kieme. Letztere ist längs der Seiten bipinnat; die starken Federn mehr oder weniger geklüftet, an den Seiten geblättert. Der Fuß ist stark, der Vorder- sowie der Hinterrand ziemlich gerade, mitunter ist jener zu einem Paar ganz kleiner Fußfühler entwickelt; seitwärts geht er in die sehr großen Fußflügel (Pleuropodien) über, die emporgeschlagen die Körperseiten und einen Theil des Rückens bedecken. Auf dem großen, breiten, frei vortretenden Schwanze ruht der ganze Hinterkörper.

Die Fußsohle ist immer von dunkler Farbe.

Die in eine besondere Höhle eingeschlossene, auf einer kleinen, ebenen Fläche, der Matrix, ruhende Schale ist mitunter ziemlich groß, umfasst oben die Zwitterdrüse und theilweise die Leber und setzt sich dann, theilweise auch die kleine Kiemenhöhle von oben bedeckend, meistens nach vorn eine Strecke weit über die hintere

[1] Nach Vayssière (Rech. anat. sur les Moll. etc. 1880 pag. 110) scheinen die Geruchsorgane symmetrisch an jeder Seite vorn vorzukommen, während Spengel (Die Geruchsorgane u. das Nervensystem d. Mollusken. in: Zeit. Wiss. Z. 35. Bd. 1881. pag. 359—360) das Geruchsorgan als unpaar und an der rechten Seite, am vorderen Ende der Kieme oben liegend, beschreibt.

Eingeweidemasse fort; bei anderen Arten umfasst sie nur das Hinterende des Körpers. Sie besteht aus einer kleinen etwas links liegenden Spira und einer weiten Windung, die etwas nach hinten gedreht ist; die Schale ist entweder ganz cuticular oder in der Spira und im hinteren Theile und besonders im hinteren Rande der Windung verkalkt.

Der Schlundkopf ist ganz mächtig, von prismatischer Form, mit unterer breiter Grundfläche, mit dicken muskulösen Wänden, die durch die Anordnung der Muskulatur (mit starken Querbändern äußerlich an den Schlundkopf der Phyllobranchiden und verwandter Formen erinnern: im ganz schlaffen Zustande tritt eine Längsstreifung hervor; seine Lichtung ist pfeilförmig. Es fehlt jede Spur von Mandibeln und von Zunge[1]. — Im Grunde des an der einen Seite von einer oberflächlichen Furche durchzogenen Penis öffnet sich eine einfache oder zweilappige Prostata.

Die Doridiiden sind Thiere von nicht geringer Größe und dunkler, aber lebhafter Farbenzeichnung, die auch an der Bauchseite sehr ausgeprägt ist. Sie sollen Raubthiere sein. Über ihre biologischen Verhältnisse und ihre Ontogenese[2] ist nichts bekannt.

Die Gruppe scheint nur in den wärmeren und tropischen Meeren vertreten zu sein. Sie umfasst zwei Gattungen: die echten Doridien und die Navarchen.

1. Doridium Meckel.

Aglaja. Renier, Prospetto della classe dei vermi. 1804. pag. 16.
—— —— Tav. di classificazione. 1807. Taf. 8.
—— —— Osserv. postume di zool. Adriatica, pubblic. per cura del R. Istit. Ven. a studio del Meneghini. Venezia. 1847. Fol. pag. 3—8. Taf. 16.
Doridium. Meckel, Über ein neues Geschlecht der Gasteropoden. in: Beitr. Vergl. Anat. 1. Bd. 1809. pag. 14—33. Taf. 6 Fig. 12—21, Taf. 7 Fig. 1—8.
—— —— System d. vergl. Anat. 4. Bd. 1829. pag. 182.
Acera. Cuvier, Mém. sur les Acères. in: Ann. Mus. H. N. Paris Tome 16. 1810. pag. 9—12, 14—15. Taf. 1 Fig. 15—20.
—— —— Règne animal Tome 2. 1817. pag. 401. Tome 3. 1830. pag. 64.
—— Lamarck, Hist. des animaux sans vert. Tome 7. 1836. pag. 662.

---

[1] Wie schon Renier und Meckel l. c. pag. 19, Taf. 6 Fig. 14 *c*) dargestellt haben, wird der ganze Schlundkopf im Tode oft hervorgestoßen (s. unten pag. 128).

[2] S. Lo Bianco (Notizie biologiche. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 8. Bd. 1888. pag. 385—440) giebt pag. 417 nur an, dass das *Dor. carnosum* C. (*aplysiaeforme* D. Ch.) seine Eier in einer Tiefe von 30—80 Meter absetze.

Acera Cuv. Cantraine, Malac. médit. et littorale. 1840. pag. 72—74. Taf. 2 Fig. 2.
—— Philippi, Enumer. Moll. Sic. Vol. 2. 1844. pag. 93—94.
Bullidium. Leue, De Pleurobranchaea novo moll. genere. 1813. pag. 10 Nota.
Eidothea. Risso, Hist. nat. Tome 4. 1826. pag. 46.
Doridium. Delle Chiaje, Mem. sulla storia e notomia degli animali senza vertebre. Vol. 1. 1823. pag. 117—123, 133, 135—136. Taf. 10 Fig. 1—7. — Vol. 2. 1825. pag. 185—192. Taf. 13, Taf. 76 Fig. 9—11. (*Dor. carnosum*); Taf. 80. Fig. 23 (*Dor. aplysiaeforme β*); Taf. 107 Fig. 2 (*Dor. carnosum*).
—— —— Descr. e notomia degli anim. della Sicilia citeriore. Vol. 5. 1841. pag. 81.
—— Vayssière, Rech. anat. sur les Moll. de la fam. des Bullidés. in: Ann. Sc. N. (6) Tome 9. 1880. pag. 73.
—— —— Rech. zool. et anat. sur les Moll. opisthobranches etc. 1. Tectibranches. in: Ann. Mus. H. N. Marseille. Tome 2. Mém. 3. 1885. pag. 44.

Diese Gattung wurde zuerst von Renier als solche aufgefasst und unter dem Namen *Aglaja* in seinem Prospetto 1804 hingestellt. Aber erst in seinen ein Paar Jahre nachher, 1807, erschienenen Classifications-Tabellen ist die Gattung, und zwar sehr deutlich, charakterisirt; hier findet sich auch schon hinlängliche Charakteristik der zwei Arten *depicta* und *tricolorata*. Die große Arbeit über die Fauna des Adriatischen Meeres, welche Renier durch eine Reihe von Jahren vorbereitet hatte, scheint so weit fortgeschritten gewesen zu sein, dass die ersten Hefte 1816 theilweise gedruckt waren; sie erschienen aber nicht, die Arbeit gerieth ins Stocken und scheint lange aufgegeben gewesen zu sein, als der Verfasser 1830 starb. Die angefangene Arbeit lag ganz verwahrlost da; die Kupferplatten waren verkauft, und die Abdrücke sowie der gedruckte Text und die Manuscripte zum Theile vernichtet oder verloren, als 1845 das R. Istituto Veneto delle science, lettere ed arti die Überreste rettete und Meneghini die Veröffentlichung derselben anvertraute. Diese[1] fragmentarische, schön ausgestattete, 1847 erschienene Arbeit enthält nun auch eine sehr eingehende Beschreibung, sowohl generische wie specifische, der Aglajen, welche auch desshalb interessant ist, weil sie eben der Abdruck einer schon 1802 an die Soc. Italiana eingereichten, aber nie gedruckten Abhandlung ist.

Trotz der Verdienste der Behandlung dieser Thiergruppe durch Renier kann aber der von ihm der Gattung gegebene Namen nicht bleiben, da er schon 1805 einer Pflanzengattung verliehen worden

[1] Diese Arbeit, die nur in 50 Exemplaren gedruckt sein soll, scheint ziemlich selten zu sein.

war[1]. Ohne Kenntnis der Vorarbeiten Renier's stellte Meckel 1809 seine Gattung *Doridium* auf, und diese Benennung wird definitiv für dieselbe zu bewahren sein, wie es auch in den letzten Decennien meistens geschehen ist. Die Benennungen *Acera* (Cuv., Cantraine), *Eidothea* (Risso) und *Bullidium* (Leue) sind alle jünger und rechtlos.

Clypeus dorsalis anterior sine rhinophoriis.

Diese echten Doridien unterscheiden sich von den Navarchen durch das Fehlen von Rhinophorien an den Ecken des Vorderrandes des vorderen Rückenschildes; sonst stimmen sie mit denselben im Wesentlichen überein.

Von der Gattung sind jetzt schon 6 Arten bekannt, 2 aus dem Mittelmeere, 1 von den Antillen und 3 aus dem stillen Ocean.

1. *D. tricoloratum* (Renier). M. mediterr.
2. *D. depictum* (Renier). M. mediterr.
3. *D. punctilucens* Bgh.[2] n. sp. M. atlant. occid. (Antill.)
4. *D. purpureum* Bgh. n. sp. M. pacific. (Californ.)
5. *D. diomedeum* Bgh. n. sp. M. pacific.
6. *D. ocelligerum* Bgh. n. sp. M. pacific.

1. *Dor. tricoloratum* (Renier).

Aglaja tricolorata. Renier. Tav. di classific. 1807. Taf. 8. — Oss. postume. 1847. pag. 5, 7. Taf. 16 Fig. 12, 13.
Dor. Meckelii. Delle Chiaje, Mem. I. 1823. pag. 117—123, 133, 135—136. Taf. 10 Fig. 1—7.
—— *membranaceum* Meckel. Vayssière, l. c. 1880. Taf. 7 Fig. 56—57, 59—69. Vayssière, l. c. 1885. pag. 48—49. Taf. 2 Fig. 45—47.
—— *Meckelii* Delle Chiaje. Cuvier, R. anim. 2. éd. Tome 3. 1830. pag. 61.
—— *Meckelii* Delle Chiaje. Cantraine, l. c. 1840. pag. 74.
Acera Meckelii Delle Chiaje. Philippi, l. c. 1844. pag. 93.

Dorsum corporis et pagina externa pleuropodiorum coloris castaneofusci vel coffeini, maculis rotundatis perlaceis niveis ornata; clypei

[1] Die Gattung *Aglaea* wurde von Persoon (Synopsis plantar. s. Enchiridium botan. Tomus 1 pag. 46) 1805 als Untergattung von *Gladiolus* aufgestellt; er verweist auf Jacquin's Icon. rar. (1786—1793), wo der Typus der neuen Gattung sich als *Gladiolus gramineus* findet.

[2] Im Kopenhagener Museum findet sich noch ein mittelgroßes, braunes, oben mit kleinen helleren Flecken versehenes, übrigens ganz schlecht conservirtes Exemplar eines *Doridium*, von Capitän Andrea 1870 in der Balistraße (Bajowartgie) gefischt, dem *tricoloratum* etwas ähnlich (vielleicht zu *ocelligerum* gehörig).

dorsales sicut pleuropodia margine vitta caerulea et vicina aurantiaca praedita; solea velutino-nigra, interdum maculis parvis albidis instructa; branchia lutescens.

Processus alaeformes posteriores radice sejuncti, sinister flagello semper praeditus.

Taf. 8 Fig. 1—10.

Die zwei von Meckel (l. c. pag. 33) aufgestellten Arten (*coriaceum*, Taf. 6; *membranaceum*, Taf. 7) lassen sich weder nach Diagnose und Beschreibung noch nach den Figuren differentiell bestimmen. Es ist daher absolut unrichtig, die Artnamen von Meckel überhaupt zu bewahren; ich habe auch nicht den Namen von Delle Chiaje angewendet, sondern den von Renier gegebenen retablirt.

Nach den wenigen und ungenügenden Angaben über die Farben der zwei Arten des Mittelmeeres, welche bisher vorliegen, scheinen sie in dieser Beziehung ziemlich zu variiren, und die beiden Arten in dieser Hinsicht sich weniger zu unterscheiden, als man den Beschreibungen nach glauben sollte[1]. Die schönen schneeweißen Perlflecken der Rückenschilder und der Außenseite der Fußflügel werden aber für diese Art wohl ein ausgeprägtes Merkmal schon abgeben[2]. Ein wenigstens eben so zuverlässiges Merkmal wird auch von den Hinterflügeln geliefert, welche von verschiedener Form bei den beiden Arten sind, und bei dieser oben am Grunde geschieden; dazu kommt bei dieser Art noch eine Geißel (Flagellum) unten an dem linken Flügel vor. Auch in der Form der Spira der Schale und in der Größe des weiten Anfractus derselben scheint ein Unterschied zwischen den zwei Arten zu bestehen. — Im inneren Baue scheinen sie sich kaum wesentlich zu unterscheiden.

Von dieser Form habe ich im Mai 1880 und im Mai 1882 je ein lebendes Exemplar in der zoologischen Station von Neapel ein Paar Tage lang beobachtet, dann in Alkohol getödtet und nach Kopenhagen für spätere Untersuchung mitgebracht.

Die zwei Individuen waren von fast ganz derselben Größe. Die sehr schön gefärbten lebenden Thiere waren 4,5 cm lang, bei einer Breite bei ausgestreckten Parapodien von 2,5—2,8 cm;

[1] Renier erwähnt die starke Farben-Variabilität besonders der folgenden Art und meint, dass die Farben sich selbst bei demselben Individuum willkürlich ändern können (Osserv. postume pag. 7).

[2] Die beste Abbildung des Thieres ist die (colorirte) von Renier (l. c. Taf. 16 Fig. 12, 13).

die Höhe bis an die Spitze des Vorderschildes war 1,6—1,9 cm, sonst 1,3—1,5 cm. — Die Farbe der oberen Seite im Ganzen kaffee- oder chocoladebraun. Der eigentliche Kopf, d. h. die Umgegend des Außenmundes, weißlich. Das Vorderschild mit zahlreich zerstreuten runden und mehr länglichen, schneeweißen oder mehr gelblichen Fleckchen von 0,5—0,8 mm im Durchmesser bedeckt; durch Zusammenfließen solcher Flecken entstanden findet sich jederseits eine schräge weiße oder orangefarbige Linie; vorn und seitwärts ist das Schild heller, hinten dunkler, fast schwarz; es ist von einem feinen blauen Rande eingefasst, der vorn mehr weißlich war; innerhalb dieses blauen Randes ein orangefarbiges schmales Band, das am Vorder- und Hinterrande aber fehlt; am hintersten Theile des Schildes kamen bei dem einen Individuum noch sparsam zerstreute orangegelbe Punkte vor; die Unterseite des freien Randes schwarz, besonders die des Hinterrandes. Das Hinterschild heller als das vordere, besonders hinten, sonst wie dieses; die hinteren Flügel aber dunkler, ganz hinten an der oberen wie an der unteren Seite schwarz, weiß gerandet; diese schwarze Farbe setzt sich, besonders stark an der Innenseite, auf die 6 mm lange Geißel fort, mitsammt dem weißen Rande. Die Seitenränder dieses Schildes außen auch von der blauen und gelben Doppellinie eingefasst, welche an der Innenseite stark durchschimmert; hinten, am Grunde der Flügel kommt jederseits meistens ein querovaler, von weißen Punkten gebildeter Fleck vor, und median ein ähnlicher; auch die Ränder des zwischen den Hinterflügeln absteigenden Schlitzes sind weißpunktirt. Die Körperseiten (unterhalb der Rückenschilder), der schmale Zwischenraum zwischen den Schildern, das Hinterende des Körpers mit dem Grunde der Innenseite der Flügel bläulichweiß oder mehr graulich, vorn mehr grünlich; die Genitalfurche weißlich; die Kieme schwach gelblich mit mehr weißlicher Rhachis. Die Fußsohle sammtschwarz mit stark bläulichem Schimmer; vorn und hinten kamen einzelne weiße Punkte vor; der Rand der Fußflügel ist fast bis an sein vorderes und hinteres Ende von einem schmalen, himmelblauen, irisirenden Rande und innerhalb desselben von einem ein wenig breiteren, stark orangefarbigen Bande eingefasst; bei dem einen Individuum setzte sich der blaue Rand ringsum vorn und hinten fort. Die Fußflügel an der Außenseite wie der Rücken gefärbt, von dunkleren Strichen durchzogen, mit ähnlichen, aber etwas größeren weißen Flecken; unten (am Fußrande) 1—2 Reihen von großen (bis 5,5 mm

langen) rundlichen und mehr länglichen, hier und da zusammenfließenden, weißen Fleckchen. Die Innenseite der Fußflügel bläulichweiß oder mehr graulich; die weißen Fleckchen der Außenseite schimmerten stark durch, und ganz hinten die schwarze Fußsohle; eine gebogene weißliche Linie zieht sich etwa an der Mitte der Länge dieser Seite hin; am hintersten Theile zerstreute weiße Fleckchen.

Das träge Thier trug während des Kriechens den Hinterrand des Vorderschildes, besonders seinen mittleren Theil, etwas gehoben, eben so die Flügel des Hinterrandes des hinteren Rückenschildes; die Geißel (Flagellum) hinten bewegte sich recht lebhaft und war sehr contractil[1].

Die 10 Jahr nachher untersuchten, in Alkohol aufbewahrten Individuen zeigten zum großen Theile noch ihre Farben wunderbar erhalten. Sie hatten sich aber stark zusammengezogen: die Länge betrug 3 cm bei einer Breite bei emporgeschlagenen Fußflügeln von 2,1—2.5 und einer größten Höhe von 1,1—1,3 cm. Die Farbe der oberen Seite im Ganzen chocoladebraun, heller vorn am Vorderschilde und hinten am Hinterschilde sowie an der Außenseite der Fußflügel; der freie Rand des Vorder- und des Hinterschildes jetzt weiß, die hinteren Flügel mit der Geißel ganz wie oben, nur war die Randlinie ganz weiß, auch die Innenseite der Lappen ganz wie oben. Die Körperseiten wie oben; das vorn (rechts oberhalb der Genitalfurche) liegende »Riechorgan« gelblich. Die Kieme weißlich. Die Fußsohle hatte noch ihre schöne sammetschwarze Farbe bewahrt, von den Randlinien der Fußflügel war aber keine Spur zurückgeblieben; die weißliche gebogene Längslinie an oder oberhalb der Mitte der Innenseite der Fußflügel war noch sehr deutlich.

Von derselben Art habe ich noch 5 andere Individuen zur Untersuchung gehabt, welche aus der Station von Triest stammten und mir durch die Freundlichkeit des Prof. Claus und des Inspectors Dr. Graeffe geschickt worden waren. Dieselben hatten in Alkohol eine Länge von 2—3,8 cm. In den Farbenverhältnissen stimmten sie wesentlich mit den obenstehenden Angaben. Bei zwei Individuen war die Rückenfarbe doch im Ganzen heller; bei dem einen setzte sich die schräge Stirnlinie längs des Randes des Schildes fort, bei einem anderen fand sich eine gesonderte Randlinie, theilweise in Fleckchen aufgelöst; die Unterseite des freien Randes des Vorder-

[1] Renier (l. c. pag. 5) erwähnt die ganz colossale Menge Schleim, die von Individuen dieser Art ausgeschieden wird.

schildes bei dem einen Individuum grau. Das wenig ausgeprägte »Riechorgan« gelblichweiß, mehr grau oder gelb. Die Fußsohle bei einem Individuum mit den oben erwähnten ähnlichen weißen, bei einem anderen mit weißen und rothen Flecken; die vortretenden Fußecken röthlich oder weißlich. Die Bodenfarbe der Außenseite der Fußflügel bei dem einen Individuum braungrau, bei einem anderen schwärzlich grau; die Innenseite bei den zwei Individuen außerhalb der weißlichen längslaufenden Linie schwarz, innerhalb derselben grünlichweiß; die Kieme weißlich oder schwach gelblich.

Die 7 Individuen wurden alle anatomisch untersucht und verglichen.

Die Formverhältnisse stimmen im Ganzen innerhalb dieser kleinen Familie sehr überein; die Arten weichen in dieser Beziehung wenig von einander ab. Das Vorder- und das Hinterschild, dem Contractionszustande nach, bei verschiedenen Individuen an relativer Länge sehr variirend. — Der eigentliche Kopf fast nur vom Außenmunde gebildet; das unter demselben liegende weißliche praebuccale Drüsenlager setzt sich seitwärts eine Strecke auf den Fußrand fort. Das Vorderschild (bei dem größten Individuum 22 mm lang) wenig gewölbt; der Vorderrand sehr wenig (vom Kopfe) abgelöst, die Seitenränder dagegen und besonders der Hinterrand (in der Mitte 3,5—7 mm) stark frei vortretend, der letztere den Vorderrand des Hinterschildes deckend. Dieses letztere (bei dem erwähnten Individuum an Länge 16 mm messend) etwas mehr gewölbt; der Vorderrand gar nicht abgelöst, und die Seitenränder nur wenig vorspringend; das Hinterende steigt in der Mitte mehr oder weniger gerundet zwischen den Hinterflügeln vor der Kieme hinab und setzt sich in das auf dem Fuße ruhende freie Hinterende des Körpers fort; an den Seiten geht es in die Hinterflügel über. Die Oberfläche der Rückenschilder, besonders die des vorderen, fast ganz eben. Die Hinterflügel stark (bei dem erwähnten Individuum 4,5 mm) vortretend, oben mitunter durch eine eben nur angedeutete Falte verbunden; die Außenseite meistens etwas gewölbt, sich am Grunde theilweise in die Körperseite fortsetzend; die Innenseite meistens etwas concav; das untere Ende des rechten Flügels nach innen und nach hinten mehr als das entsprechende linke vorspringend, steifer und härter (wegen der eingeschlossenen, nach hinten etwas spiralig gedrehten Schale); das untere Ende des linken Flügels setzt sich hinten (Fig. 1) in eine 5—6 mm lange Geißel fort; die Ränder der Flügel sind gerunzelt und wie diese selber oft wellenartig gebogen. — Die

Körperseiten sind vorn hoch, besonders in der Gegend, wo die Rückenschilder sich begegnen, wo die Seiten zwischen denselben gleichsam aufzusteigen scheinen; nach hinten werden sie niedriger; sie sind wenig gewölbt. Vorn, dicht am Rande des Schildes und von demselben gedeckt, findet sich das (4—4,5 mm lange) mitunter von einer submedianen Längslinie durchzogene, länglich-ovale, gelbliche, wenig ausgeprägte »Geruchsorgan«. Unter dem Vorderende des letzteren anfangend und längs seinem Unterrande verlaufend, findet sich an der rechten Seite die Genitalfurche, die sich bis an und in die Vulva nach hinten fortsetzt. Die mit ihrer Hälfte ganz frei aus einer Vertiefung, einer rudimentären Kiemenhöhle, unter dem Grunde des rechten Hinterflügels vortretende Kieme ist schief nach links gerichtet; am Grunde schmäler, dann breiter, wieder gegen die Spitze hin allmählich verschmälert (bis 17 mm lang bei einer Breite von bis 7 mm); längs des oberen und unteren Randes der Kieme verläuft eine weißliche Rhachis; der obere Rand ist in den etwa drei ersten Vierteln zu einem allmählich ein wenig höheren Mesenteriolum entwickelt, das die Kieme an das Dach der erwähnten kleinen Höhle befestigt. Die Kieme enthält eine kleine zusammengedrückte Höhle (Fig. 5), deren dünne Wand die zur Längsachse senkrecht stehenden, meistens schief liegenden Pinnae trägt. Die Pinnae, deren Anzahl meistens 25—30 zu betragen schien, waren an der Spitze ihrer Höhe nach meistens tief geklüftet, und jedes dieser hohlen Blätter trug an jeder Seite schief vortretende, gebogene, parallele, dünne Falten. Die Kieme ist also bipinnat. Oberhalb der Mitte der Kieme springt die dicke, nach links und unten gerichtete Analpapille hervor; unweit von ihrem Grunde, an der hinteren Wand der Kiemengrube, fand sich oben der Nierenporus. Unweit von der Analpapille, mehr nach vorn und unten, von oben durch den mittleren Theil der Kieme bedeckt, findet sich die auch vortretende, nach unten und hinten gerichtete weibliche Genitalöffnung, die Vulva, in deren vorderunterem Rande die Genitalrinne, Samenrinne, anfängt, die in einem kurzen Bogen hinabsteigt und nach vorn am untersten Theile der rechten Seite an die unweit vom Kopfe liegende Penisöffnung verläuft. — Der Fuß breit; der Vorderrand gerade, mit fingerförmigen (1,5 mm langen) freien Ecken; der Hinterrand gerade; der Schwanz abgeplattet, (bis 7 mm) frei vortretend. Der Fuß geht vorn und hinten ohne Grenze in die Fußflügel über; die Außenseite derselben ganz eben; eine gebogene Linie scheidet an der Innenseite einen inneren kleineren Theil von einem äußeren, der der Höhe nach etwas ge-

furcht oder gerunzelt ist; der freie Rand nicht dünn, meistens fein rundzackig.

In einer dünnen, aber zähen Kapsel, deren untere Wand die Tunica propria der hinteren Eingeweidemasse ist, liegt die Schale, das hintere Ende der Zwitterdrüse und der Leber umfassend; die hintere Kapselwand hängt durch eine vom Hinterrande der Schalenwindung umfasste Fortsetzung innig an der äußeren Bekleidung der hinteren Eingeweidemasse fest. Die schöne, mit ihrem hinteren festeren Theile nach rechts und hinten etwas (spiralig) gewundene, im Hinterende des Körpers und im Grunde der Hinterflügel eingeschlossene Schale (Fig. 2) maß von Rand zu Rand quer durch die Spira bis etwa 6,5 mm. Der ganze hintere Theil mit der Spira ist hart, schön kalkweiß; die kleine Spira nicht frei; nach unten und vorn wächst sie in einen kurzen, mehr oder weniger gekrümmten, spitz zulaufenden Fortsatz von verschiedener Größe aus; der Hinterrand der fast halbmondförmigen Windung der Schale bildet eine starke Kante. Dieser harte und weiße Theil setzt sich nach vorn in den weichen, hell horngelben, mit einem gebogenen scharfen Rand endigenden Theil fort, der, etwas breiter als der vorige, wie erwähnt, die hinterste Partie der hinteren Eingeweidemasse deckt.

Die Eingeweide schimmerten nirgends durch; sie lagen frei, aber von den zähen Bedeckungen fest eingeschlossen. — In der Gegend des vordersten Theils des Hinterschildes sind die äußeren Bedeckungen fest an die die hintere Eingeweidemasse einhüllende Tunica propria geheftet, welche letztere sonst nicht an den Bedeckungen befestigt ist; im vorderen Theile dieser Tunica propria sind muskulöse Längsbänder, die sich an die Befestigungsstelle heften. Die Hülle der unterliegenden Eingeweide (hinterer Theil der Leber, Zwitterdrüse) mehr oder weniger schwarz pigmentirt.

Das Centralnervensystem ist weißlich oder gelblichweiß: das einhüllende Neurilemm dünn, ohne verkalkte Zellen; die Nervenzellen theilweise sehr groß, von einem Durchmesser bis zu 0,2 mm. Der trefflichen Untersuchung von Vayssière[1] wird wenig hinzuzufügen sein. Die Ganglien etwas abgeplattet, biconvex. Die cerebralen Ganglien rundlich oder kurz eiförmig, durch eine starke obere Commissur verbunden, die wenigstens doppelt so lang wie der Durchmesser des Ganglions ist, und von einem etwas dickeren Neurilemm eingehüllt. Die Ganglien mit ihrer Commissur lagen meistens

[1] l. c. 1880. pag. 101—106. Taf. 8 Fig. 69.

vor oder auf dem Vorderende des Schlundkopfes. Sie lieferten wenigstens 6 Nerven; bei dem einen Individuum gingen jedenfalls die drei von einer gemeinschaftlichen ganglionartig angeschwollenen, kurzstieligen Wurzel (mit eingelagerten großen Nervenzellen) aus. Durch ganz kurze Connective sind die cerebralen mit den pleuralen und den pedalen Ganglien verbunden. Die pleuralen Ganglien hinter den vorigen, etwas schräg nach außen gerichtet, liegend; das linke kleiner als der Gehirnknoten, rundlich; das rechte größer, an der Mitte etwas eingeschnürt, aus einem oberen rundlichen Theil bestehend, der etwa so groß wie das andere pleurale Ganglion ist (dem eigentlichen pleuralen Ganglion), und einem unteren meistens ein wenig kleineren, birnförmigen (dem branchialen Ganglion). Die beiden Ganglien sind durch eine ziemlich geschlungene lange (pleurale) Commissur verbunden, an welcher sich das (in der Nähe des hinteren Endes der Schleimdrüse liegende) genitale Ganglion entwickelt, welches auch aus einem rundlichen und einem birnförmigen Theile besteht; das (bis 1,5 mm lange) Ganglion giebt an die hinteren Genitalorgane 3—4 Nerven ab. Aus der Spitze des rechten pleuralen Ganglions (dem branchialen) geht noch ein langer Nerv ab, welcher in der Nähe des Grundes der Kieme ein kleines secundäres branchiales Ganglion bildet. Außerhalb der Gehirnknoten, mehr nach vorn oder nach hinten, liegen die rundlichen pedalen Ganglien, die ein wenig größer als die cerebralen sind; sie sind durch eine starke und ziemlich lange pedale und eine viel längere und dünnere parapedale Commissur verbunden. Die Ganglien liefern dem Fuße und seinen Flügeln 5—6 Nerven, und das rechte noch einen Nerv an das Copulationsorgan. An der langen cerebrobuccalen Commissur finden sich die durch eine ganz kurze Commissur verbundenen, unten am Grunde des Pharynx liegenden buccalen Ganglien, nur wenig kleiner als das linke pleurale Ganglion; sie geben jedes nach außen zwei Nerven an den Schlundkopf ab, nach hinten einen, der längs der Speiseröhre an den Magen verfolgt werden kann, und noch einen an den hintersten Theil des Schlundkopfes.

Die Augen mit schwarzem Pigment, gelblicher Linse, von etwa 0.26 mm Durchmesser; seitlich ganz vorn an dem Stirnschilde liegend (Fig. 3); die Augennerven ziemlich lang. Die an der Innenseite der Fußknoten (vor oder hinter dem pleuropedalen Connective) liegenden Otocysten oval, von etwa 0,14—0,16 mm größtem Durchmesser mit einem großen centralen Klumpen von runden und ovalen

Otokonien von einem Durchmesser von 0,007—0,015 mm. In der Haut kommt überall eine Menge von verschiedenartigen farblosen und gelben, kleinen sackförmigen und längeren schlauchartigen Drüsen vor; dagegen finden sich nur sehr sparsam verkalkte Zellen und Concretionen.

Die Doridien sind im höchsten Grade contractil und nehmen in starkem Contractionszustande mitunter fast Kugelform an. Neben einander finden sich an der oberen Seite der Fußsohle, aber nicht an dieselbe geheftet, jederseits 1—2, mehr oder weniger der Länge nach zweigetheilte, sehr starke, lange Muskeln, die von der Hinterwand der Körperhöhle entspringen und sich vorn an den Vorderrand des Fußes heften (Mm. contractores corporis mediani). Außerhalb derselben finden sich zwei andere, kaum schwächere, die ein wenig mehr nach vorn von den Seitentheilen des Fußes entspringen, die auch mitunter zweigetheilt sind und die sich vorn in der Gegend des Überganges des Fußes in seine Flügel anheften (Mm. contr. corporis laterales). Von diesen Muskeln oder häufiger von der seitlichen Körperwand lösen sich einzelne Bündel ab, die sich an die Seitentheile des Magens und der Leber heften. Die Fußmuskulatur selbst ist nicht dick; die quere setzt sich, von den großen Contractoren zum größten Theile bedeckt, in die Fußflügel hinauf fort; diese letzteren zeigen übrigens eine Verfilzung von sich in allen Richtungen kreuzenden Muskelfasern. Die Rückenmuskulatur ziemlich dünn.

Das Mundrohr kurz, 3—4 mm lang, außen und innen blauschwarz. Daran heften sich mehrere ziemlich schwache und einzelne stärkere, theils vom Schlundkopfe, theils von den Körperwänden vorn entspringende Muskeln, besonders zwei kurze und starke vom oberen Vorderende des Schlundkopfes. Um den Außenmund und besonders unten ein starkes weißliches Lager von präoralen Drüsen, welches sich eine kleine Strecke seitwärts innerhalb des Fußrandes fortsetzt. — Der Schlundkopf (Fig. 9*a*) colossal; bei den untersuchten Individuen war er 11—14 mm lang, bei einer Höhe von 7—7,5 und einer Breite von 7—9 mm; am Rücken und an der Unterseite von schön horngelber Farbe, an den Seiten blässer wegen der zahlreichen weißlichen Querbänder. Er hat eine untere flache, längs der Mitte schwach ausgehöhlte Seite, die jederseits gleichsam durch eine ziemlich breite, heller gelbe, schimmernde Linie von den schräg nach oben und innen aufsteigenden, mehr oder weniger convexen Seitenflächen geschieden ist; die letzteren gehen oben durch einen starken, gerundeten Rückenkamm, welcher eine den erwähnten

Seitenlinien ähnliche Linie zeigt, in einander über. Der Rückenkamm ist auch der Länge nach gewölbt, da der Schlundkopf hinten und besonders vorn von geringerer Höhe sowie auch von geringerer Breite ist. Das Vorderende, die Lippenscheibe, bildet eine kleine, senkrechte ovale Fläche mit enger, senkrechter Mundspalte; das Hinterende gerundet abgestutzt, unten in den Pharynx übergehend. Die Unterseite sowie die Seitenflächen zeigen schmale, dichtstehende (an Zahl etwa 50—60) weißliche und gelblichweiße, hier und da gabelige und anastomosirende Querbänder, die nur durch die Seitenlinien und den Rückenkamm unterbrochen sind. Die Lichtung des Schlundkopfes ist pfeilförmig, die Spitzen entsprechen den erwähnten 3 Linien (Fig. 4). Die ebenen inneren Wände an ihrer Mitte 2 mm dick, die lateralen nach oben und unten und die untere seitwärts allmählich dünner, von feinen weißlichen Längsstreifen durchzogen und von einer dünnen Cuticula überzogen; die untere Wand endet dicht an dem Pharynx gerundet. An die Seitentheile des Schlundkopfes heftet sich hinten je ein starker, von der Seitenwand des Körpers herkommender Muskel (Fig. 9); über die untere und die seitlichen (Fig. 9) Flächen ziehen respective ein starker und zwei ähnliche Vorzieher-Muskel vom Hinterende des Schlundkopfes an die Umgegend der Mundröhre; oben vom Vorderende geht jederseits der erwähnte kurze und starke Muskel an die Mundröhre.

Die weißlichen, abgeplatteten, bandförmigen, an den Rändern höckerigen und lappigen Speicheldrüsen meistens an der Unterseite des Schlundkopfes seiner Länge nach liegend, mit dem Ende der Drüse meistens etwas eingerollt, etwa so lang oder etwas länger als der Schlundkopf. Die dünnen Ausführungsgänge bis etwa 2 mm lang, hinten und unten neben dem Pharynx einmündend.

Die Speiseröhre (Fig. 9 *b*) meistens kurz (3—7 mm lang bei einem Durchmesser von 1,5—2). Der hinter und unter dem Schlundkopfe liegende rundliche Magen (*c*) von 1—7 mm Durchmesser; an der Innenseite (netzbildende) Längsfalten. Der von dem hintersten untersten Theile des Magens ausgehende Darm (*d*) hat vor seinem Eintreten in die Leber oberhalb ihres Unterrandes noch eine Länge von 2—3,5 mm bei fast ähnlichem Durchmesser. Unten in der Leber erweitert er sich, wird dünnwandig und zeigt 3 (oder 4) ziemlich weite Gallenöffnungen; er wird wieder enger und etwas mehr dickwandig, steigt in einem Bogen links, durch ein dünnes Lager von Lebersubstanz bedeckt, vorn an den vorderen Rand der oberen Fläche der Leber hinauf, geht rechts, biegt nach hinten und verläuft an oder

theilweise unter der Oberfläche der letzteren, unter dem linken Ende des Pericardiums, unter der Niere, neben oder unter der Zwitterdrüse an die längs ihres hinteren Randes angeheftete Analpapille; der Durchmesser des Rectums meistens 2,5 mm betragend. — In der Verdauungshöhle[1] fand sich immer nur unbestimmbare thierische Masse mit einzelnen ganz feinen Sandkörnern vermischt.

Die Leber ziemlich groß, den größten Theil der hinteren Eingeweidemasse bildend, gelblich, rothbraun oder hell braungrau, mitunter etwas haubenförmig, an der Vorderseite durch den (zurückgezogenen) Schlundkopf stark ausgehöhlt; etwa in der Mitte der oberen Seite des Organs eine nicht ganz oberflächliche Querfurche und mehrere unregelmäßige seichte, noch dazu eine tiefere Furche für den Darm und rechts, mehr oder weniger nach vorn eine schalenförmige Vertiefung für die Spermatotheke; die untere und besonders die vordere Fläche fast ganz eben, die erstere nur von der Schleimdrüse ausgehöhlt. Die Leber öffnet sich durch 3 (oder 4) ziemlich große Crypten in den erweiterten, dünnwandigen Theil des Darmes.

Das Pericardium (Fig. 6 *a*) liegt schräg und hat 4,5—7 mm im größten Durchmesser: die vordere und untere Wand ohne Fältchen. Die Herzkammer schräg nach vorn und links gerichtet (1,5—4 mm lang); die Vorkammer etwas länger, dicht an ihrem Grunde die Basis der Kieme. — Hinter dem Pericardium findet sich die weißliche Blutdrüse, die abgeplattet und lappig ist. — Das pericardio-renale Organ (Nierenspritze) abgeplattet, kurz birnförmig, 1,75 mm lang, dünnwandig, mit den gewöhnlichen Längsfalten (Fig. 6 *b*) mit Cilien tragenden Zellen.

Die an der rechten Seite der hinteren Eingeweidemasse liegende weißliche Niere groß, bis 8 mm lang und breit, abgeplattet, den hinteren äußeren Rand des Pericardiums, ferner einen Theil der Zwitterdrüse und des Darmes deckend. Der Bau der gewöhnliche. Oben und vorn am Grunde der Analpapille der kleine spaltenartige Nierenporus.

Die Zwitterdrüse ziemlich groß, 7—13 mm lang, bei einer Dicke bis 5,5, gelblichweiß oder gelblich, das ganze Hinterende der hinteren Eingeweidemasse, besonders links, deckend: aus zahlreichen Lappen von einem Diam. bis 1,8 mm zusammengesetzt. In einigen der rundlichen oder mehr länglichen Läppchen kamen nur Eizellen in

[1] Vayssière zufolge (l. c. 1880. pag. 79) fanden sich im Magen Stücke von Anneliden (*Aphrodite*), von Mollusken (*Philine*), ferner Schuppen von Fischen und Theile von Pflanzen.

verschiedenen Entwicklungsstadien vor, in anderen nur kleine klarere Zellen und Zoospermien[1]. Der Zwitterdrüsengang fängt dünn, aus mehreren Stammästen zusammengesetzt an, wird etwas (bis 0,6 mm Diam.) dick, weiß und verläuft in ganz dichten Korkzieherwindungen, die gestreckt eine Länge von etwa 3,5 cm hatten; der mehr oder weniger ein Knäuel bildende Gang (Fig. 10 *a*) liegt an der unteren rechten Seite der Zwitterdrüse, zwischen dieser und der Schleim-Eiweißdrüse; das Ende des Ganges wird wieder dünner (in einer Länge von noch etwa 1 cm) und mehr dünnwandig, ist in der Gegend der Übergangsstelle zwischen Schleim- und Eiweißdrüse angeheftet, setzt sich weiter fort, wird wieder weiter und nimmt den Hals der Spermatocyste (*d*) auf. Diese ist etwas langgestreckt, 2,5—3 mm lang, meistens etwas gebogen, etwas abgeplattet, grauweißlich oder gelblich, dünnwandig und enthält Zoospermien. Die Fortsetzung des Ganges (von der Zwitterdrüse) geht, fast doppelt so lang wie die Blase, neben dem unteren Theil des Schleimdrüsenganges in einen muskulösen Sack über. Die Spermatotheke (*e*) ist größer als die andere Samenblase, kugelförmig oder mehr abgeplattet, von 5—9 mm Durchmesser, weißlich; sie enthielt Zoospermien; sie liegt gleichsam in einer Schale an der Leber, entweder rechts, mehr oder weniger nach hinten, oder seltener vorn an der oberen Seite (und links); der weiße Ausführungsgang (*f*) demnach mehr geschlungen oder mehr gerade verlaufend, 2—3mal so lang wie der Durchmesser der Blase; unten öffnet sich der Gang in das untere Ende eines sehr muskulösen, birn- oder mehr kugelförmigen kleinen Sackes (*g*) von 3—4 mm längstem Durchmesser; nach oben nimmt der Sack auch das Ende des Zwitterdrüsenganges auf; nach vorn mündet der Sack in den Schleimdrüsengang. Die bandartige Schleimdrüse (*h h*) liegt in einer Furche an der Unterseite der Leber, mehr oder weniger eingerollt, längs der einen oder anderen Seite, oder quer an dem Unterrande und dem untersten Theil der Vorderfläche der Leber (unterhalb des freien Anfangstheiles des Darmes); die Länge derselben betrug in Allem etwa 2—3,3 cm bei einer etwas wechselnden, von 1,5 bis 3,5 mm steigenden Breite; die Farbe ist kalkweiß oder gelblichweiß, längs des einen Randes hell graulich; die freie Wand ist dick, die angeheftete dünn; die Höhle abgeplattet, niedrig. An den oberen Seiten des Endes dieser Drüse findet sich die kleine Eiweißdrüse (*i*), die gelblichweiß ist und am oberen Rande mehrere kleine, mitunter

[1] Vayssiere (l. c. 1880, pag. 93) hat dagegen wahrscheinlich nur androgyne Acini gesehen.

etwas kalkweiße Windungen zeigt; die Länge betrug 4—8 mm bei einer Höhe von 3,5—7 und einer Dicke von 1,25—2 mm. Der kurze Schleimdrüsengang (*k*) endet im Grunde der kurzen, dicken, stark muskulösen Vulva, deren Rand als zwei kleine Lappen vortritt. Zwischen diesen letzteren fängt die Genitalfurche, die Samenrille, an, die sich bis an die Mündung des Copulationsorgans fortsetzt. Dieses besteht aus der Prostata und dem Penis mit seiner Scheide. Die Prostata (Fig. 7 *c c*) ist in der Form sehr variabel, meistens unregelmäßig T-förmig; die zwei auf einem gemeinschaftlichen Stiele sitzenden Hörner sind meistens von ungleicher Größe, meistens nach außen umgerollt; die Drüse ist weißlich oder gelblichweiß, mit granulirter Oberfläche; der Querdurchmesser durch die Hörner betrug bis 6,5 mm, die Dicke derselben bis 2,5 mm; die Drüse öffnet sich in den Grund des Penis. Dieser fand sich (Fig. 7 *a*) immer in die 5—7—12 mm lange, am Grunde im Durchmesser 2—2,25 mm haltende, dünnwandige, außen gelbliche, an der Spitze mitunter schwärzliche Scheide (Praeputium) zurückgezogen, schimmerte aber meistens durch. Der Penis (Glans) war 3,5—6—9 mm lang, bei einem Durchmesser von 0,75—2, cylindrisch oder kegelförmig, meistens ausgestreckt (Fig. 8), mitunter zusammengebogen, an der einen Seite von einer, wenigstens in ihrer größeren Länge, ziemlich oberflächlichen Furche fast bis an die Spitze durchzogen. Von der Umgegend der Insertion der Penisscheide an der Körperwand steigt ein nicht besonders starker Muskel (Fig. 7 *b*) an den unteren Theil der Scheide hinauf. An das eine der Hörner der Prostata geht ein Nerv, an den Grund des Penis wird ein anderer vom rechten Fußganglion abgegeben, der sich an der Penisscheide verbreitet und in den Penis eintritt.

2. *Dor. depictum* (Renier).

Aglaja depicta. Renier, Tav. di classific. 1807. Taf. 8. — Oss. post. 1847. pag. 4, 7. Taf. 16 Fig. 1—11.
Acera carnosa. Cuvier, l. c. 1810. pag. 9—12, 14—15. Taf. 1 Fig. 15—20.
Doridium aplysiaeforme. Delle Chiaje, Mem. T. 2. 1825. pag. 185—192. Taf. 13, Taf. 80 Fig. 23.
—— *carnosum.* Delle Chiaje, l. c. Taf. 76 Fig. 9—11, Taf. 107 Fig. 2.
Acera marmorata. Cantraine, l. c. 1840. pag. 73—74. Taf. 2 Fig. 2, 2*a*, 2*b*.
—— *aplysiaeformis* Delle Chiaje. Cantraine, l. c. 1840. pag. 74.
—— —— Delle Chiaje. Philippi, l. c. pag. 94.
Doridium carnosum Cuv. Vayssière, l. c. 1880. Fig. 58. — l. c. 1885. pag. 45—48. Taf. 2 Fig. 42—44.

Dorsum corporis et pagina externa pleuropodiorum coloris castanei, brunnei vel coerulescente grisei vel violaceo-nigri albo maculati et marmorati; clypei dorsales sicut pleuropodia vitta coerulea et vicina lutea marginata; clypeus anterior dorsalis antice ut plurimum maculis duabus elongatis luteis ornatus; solea velutino-nigra (vel violaceo-fusca), interdum maculis albidis ornata; branchia aurantiaca vel pallide brunnescens.

Processus alaeformes posteriores radice conjuncti, sinister sine flagello.

Taf. 8 Fig. 11—13, 17.

Die hier untersuchte Form, die *Aglaja depicta* von Renier, ist ganz sicher die *Acera carnosa* von Cuvier (auch die zwei Stirnflecken werden von ihm dargestellt), das *Doridium carnosum* von Delle Chiaje (in seiner Taf. 107 Fig. 2 finden sich auch die Stirnflecken) und die *Acera marmorata* von Cantraine. Eine sehr dunkle, violett- oder bläulichschimmernde Varietät ist das *Doridium aplysiaeforme* von Delle Chiaje, die *Acera aplysiaeformis* von Cantraine und das *D. carnosum* von Vayssière.

Diese Art scheint wie die vorige und noch mehr als diese in der Farbe ziemlich variabel; die bei der vorigen Art so auffallenden schneeweißen Perlflecken scheinen hier durch mehr unregelmäßige weiße Flecken vertreten zu sein. Die Hinterflügel sind von ganz anderer Form als bei dem *Dor. tricoloratum*, und gehen oben am Grunde bogenartig in einander über; eine Geißel (Flagellum) unten an dem linken Flügel fehlt immer. Die Schale ähnelt sehr der der vorigen Art, nur ist aber ihre Spira mehr abgelöst und der cuticulare Theil der Schale größer.

Von dieser Art habe ich im Mai 1880 in der Station von Neapel ein sterbendes Individuum untersuchen können, das später dissecirt wurde; ferner zwei in der Nähe von Triest 1883 gefischte, in Alkohol aufbewahrte, die mir von den Herren Prof. Claus und Dr. Graeffe geschickt waren; endlich habe ich kürzlich (Decbr. 1892) von denselben noch drei Individuen erhalten, darunter ein sehr großes.

Das noch lebende Individuum hatte eine Länge von 3,5 cm bei einer Breite bei ausgeschlagenen Fußflügeln von 2,2 und einer Höhe von 1,5 cm. — Der Rücken und die Außenseite der Pleuropodien violett-schwarz mit sparsam zerstreuten und unregelmäßigen weißen Flecken; vorn am Vorderschilde zwei längliche und längsgehende gelbe Striche. Die Rückenschilder sowie die Fußflügel von zwei schmalen Bändern eingefasst, einem blauen und

einem gelben; an dem (oberen) Zwischenstücke zwischen den Hinterflügeln fehlten diese Bänder, dagegen kam in der Mitte von jedem dieser Flügel ein großer, schräg gestellter, aus mehr oder weniger zusammenschmelzenden Fleckchen gebildeter, weißer Fleck vor; auch die untere mediane Einkerbung zwischen den Flügeln war weiß eingefasst. Die Fußsohle war sammtartig schwarz; die Kieme gelb. — Die Formverhältnisse waren wesentlich wie bei der vorigen Art; nur bildeten die Hinterflügel gleichsam ein abgeplattetes, etwas schräges, oben und besonders unten eingekerbtes Hinterende des Körpers (Fig. 11), dessen freie Ränder den übrigen Hinterkörper überragten. — Die Schale war fast bis an den vorderen Rand verkalkt (Fig. 13).

Die erst erwähnten zwei Triestiner in Alkohol aufbewahrten Individuen stimmten in Farbe, Größe und Form ganz mit einander (und übrigens fast auch mit den später zugekommenen) überein. Ihre Länge betrug[1] 24 mm bei einer Breite (bei emporgeschlagenen Fußflügeln) von 15 und einer Höhe von 12 mm; die Länge des vorderen Schildes 13, des hinteren 12 mm, des Schwanzes 5,5; die Länge der Kieme 14—17 bei einer Breite bis 5—6 mm; die Breite der Scheibe der Hinterflügel 13 bei einer Höhe von 9 mm. Das erwähnte sehr große, ziemlich schlaffe Individuum maß an Länge 5,5 cm (bis zur Wurzel der Hinterscheibe) bei einer Breite bis 3 und einer Höhe bis 2,3 cm; die Länge des Vorderschildes 3,5 cm (der freie Hinterrand in der Mitte 6 mm vortretend), des Hinterschildes 2,6; die Hinterflügel fast 1 cm frei vortretend bei einer Höhe von 2,2 cm; der Durchmesser der Hinterscheibe (bei ausgeschlagenen Flügeln) 2,8 cm; die Länge des Schwanzes 1,6 cm; die Kieme etwas S-förmig gebogen, ausgestreckt 2,8 cm lang bei einer Breite bis 3 mm und einer Höhe bis 5 mm.

Die Farbe dieser 5 Individuen war stark marmorirt, kaffeebraun und weiß; das Weiße stellenweise zu größeren braunpunktirten Flecken verschwommen. Vorn am Vorderschilde kam bei allen diesen Individuen, durch einen Zwischenraum geschieden, je ein gelber oder ockerrother, 3—4 mm langer längslaufender Strich vor; und neben dem vorderen Theil des Seitenrandes des Schildes meistens ein ähnlicher, aber doppelt so langer. Der Vorderrand sowie die Seitenränder und der Hinterrand bis an seinen vorspringenden media-

[1] Vayssière giebt (l. c. 1885. pag. 45) die Länge des Thieres (der Var. *aplysiaeformis* D. Ch.) zu 48—60 mm an.

nen Lappen von einer Doppellinie eingefasst, einer äußeren dunkleren und einer inneren, oft zerstückelten weißlichen; am Grunde des hinteren Lappen findet sich mitunter jederseits ein gelblicher oder selbst ockerrother Fleck; die Unterseite des frei vortretenden Randes dieses Schildes schwarz. Das Hinterschild meistens kaum heller als das vordere; die Randlinien mitunter nicht so ausgeprägt. Die oberen Zipfel der Hinterflügel schwarz, meistens mit zwei oder mehreren gelblichen, ockergelben oder selbst ockerrothen Flecken; der Rand dieser Flügel weiß, innerhalb dieses Randes ein schmales schwarzes und dann ein gelbliches, ockergelbes oder selbst ockerrothes Band; diese Bänder verlieren sich gegen den Grund der tiefen unteren Einkerbung des Flügelschildes. Die Körperseiten bräunlich oder mehr schwärzlich, nach hinten heller (die Gegend des Geruchsorgans meistens schmutzig gelblich), die Samenfurche weißlich, die Kieme gelblich oder gelb. Der Fuß sammtschwarz, mitunter mit sparsam zerstreuten weißlichen Fleckchen; das weißliche Drüsenlager unterhalb des Mundes setzt sich seitwärts eine Strecke am Grunde des Anfangs der Fußflügel fort. Diese letzteren an der Außenseite vollständig von der Farbe der Rückenschilder; ihr oberer Rand ist auch von einer feinen weißen Linie eingefasst, an dieselbe grenzt eine meistens theilweise in Stücke aufgelöste, sammtschwarze, und an diese wieder eine gelbliche oder ockerrothe; diese Linien setzen sich wenigstens auf die Seitenränder des an der oberen Seite sammtschwarzen Schwanzes fort. Die Innenseite der Fußflügel ist in fast der ganzen äußeren Hälfte schwarz oder sammtschwarz (die Farbe in die des Schwanzes übergehend), mitunter mit zahlreich zerstreuten weißlichen Fleckchen; die innere Hälfte ist graulich oder mehr bräunlich[1].

[1] Die Farben des lebenden Thieres erhalten sich somit in Alkohol ganz gut. — Cantraine giebt der Art folgende Diagnose: Corpore violascente aut hepatico, albo-marmorato; pede aterrimo immaculato; lobis omnibus coeruleo croceoque marginatis. Auch erwähnt und zeichnet er die zwei Striche am Vorderschilde. — Vayssière zufolge ist das Thier »d'un beau violacé noirâtre et d'un aspect velouté; les bords de tous les lobes sont lisérés de bleu tendre même sur le tranchant et en dedans de jaune orangé; les deux bandes bleu et jaune sont toujours séparées l'une de l'autre par une bande violacée«. Vayssière erwähnt nicht die zwei charakteristischen gelben Stirnstreifen, sie finden sich aber in seiner Abbildung (Fig. 42) des Thieres sowie auch die Flecken hinten am Vorderschilde. — Bei Renier (l. c. p. 4) findet sich eine sehr detaillirte Farbenbeschreibung des Thieres, aber nicht wesentlich von den anderen verschieden. Die Fußsohle wird als mehr blau (ceruleo) angegeben, die zerstreuten Flecken als glänzend gelb (giallo dorato) und die äußeren intramarginalen Linien als grün (verde marino).

Während diese Art sich in der Farbenzeichnung von der anderen verschieden zeigt, stimmt sie dagegen in der Form mit derselben fast in allem Wesentlichen überein. Der rechte Seitenrand des Hinterschildes tritt nach hinten ein wenig mehr vor, bildet die Decke der kleinen Kiemenhöhle und geht in die Unterseite der rechten Hälfte der von den Hinterflügeln gebildeten Scheibe über. Der linke Seitenrand dieses Schildes setzt sich in die Unterseite der linken Hälfte der Scheibe fort, aber unter dem freien Rand derselben noch, ein wenig spiralig gebogen, in die Tiefe des unteren Einschnittes der Scheibe hinein. Unter diesem letzteren Theile zeigt sich die Kieme.

Die Hinterflügel scheinen von denen der vorigen Art verschieden, indem sie oben durch ein wenig (1—1,5 mm) vortretendes, dünnes Zwischenstück verbunden sind (Fig. 11). Sie bilden eine etwas schräg abfallende Scheibe, deren oberer Rand in der Mitte etwas ausgekerbt, während der untere viel tiefer eingeschnitten ist; mitunter sind auch die Seitenränder ein wenig eingekerbt; der Querdurchmesser der Scheibe ist oben meistens etwas kürzer als unten; der Rand der Scheibe ist ringsum abgelöst, dünn, sehr beweglich, die oberen Seitenlappen weniger als die unteren vortretend; der linke untere Lappen ist ohne Geißel. Innerhalb des freien Randes fühlt sich die Scheibe unten (so wie an der linken Seite die unterliegende Wulst) etwas hart an wegen der eingeschlossenen Schale. — Die Körperseiten wie bei der vorigen Art, so auch das schwach angedeutete gelbliche »Geruchsorgan«, sowie die Genitalfurche. Auch die Kieme, die sich mit der Spitze mitunter bis an die Gegend der Mitte des linken Seitenrandes des Hinterschildes erstreckte, schien sich nicht wesentlich zu unterscheiden, nur war die Anzahl der Pinnae vielleicht etwas größer, und dieselben sowie ihre Blätter stärker und höher. Die Analpapille und die Vulva wie oben. Auch der Fuß stimmt mit dem der vorigen Art; die kleinen Fußecken des Vorderrandes wie oben; die Fußflügel eben so.

Die Schale (Fig. 13) ist nicht, wie man den bisher vorliegenden Abbildungen nach glauben sollte, von der der vorigen Art sehr verschieden. Nur ist die kleine Spira im Ganzen meistens ein wenig mehr abgelöst, und der nach innen (vorn) gehende Fortsatz derselben kleiner. Der hinterste Theil ist in gewöhnlicher Weise stark verkalkt, kalkweiß, mit leistenartig verdicktem Hinterrand. Der mehrmals größere dünnere übrige Theil, welcher die Zwitterdrüse bis

über ihren vorderen Rand hinaus deckt und sich rechts spitz zulaufend nach unten fortsetzt, zeigt 2 oder 3 mehr oder weniger deutlich unterscheidbare Anwuchspartien. Dieser ganze cuticulare schwach gelbliche Theil war bei einzelnen, besonders den kleineren, Individuen, mit Ausnahme immer der vordersten Partie, mehr oder weniger verkalkt; bei dem oben erwähnten sehr großen Individuum war dieser Theil vollständig cuticular geblieben, und der verkalkte kleine hintere Theil bildete wie ein kleineres Appendix zum großen vorderen. Der Querdurchmesser der Schale (von Rand zu Rand durch die Spira) betrug 7—12 mm. Bei dem erwähnten colossalen Individuum war die Länge (vom Vorderrande bis an die rechte Spitze) 16,5 bei einer Breite von 13 mm; die quere Länge des verkalkten Theils 5,5 mm, bei einer Breite (von vorn nach hinten) von 1,1.

Die Eingeweide schimmerten nirgends durch; die zähen Bedeckungen umfassten dieselben fest anliegend, aber frei.

Das Centralnervensystem schien mit dem der vorigen Art ganz übereinzustimmen; die obere Commissur kaum länger, das rechte pleurale Ganglion aber größer und stundenglasförmig, fast eben so das (etwa 1 mm lange) genitale.

Die Augen sowie die Otocysten mit ihren Otokonien wie oben beschrieben, eben so die Haut[1].

Die Mm. contractores mediani und laterales corporis wie bei der vorigen Art.

Bei diesen beiden Individuen war der Schlundkopf in völlig gleicher Weise ganz hervorgetrieben und ganz umgestülpt, eine kugelförmige (Fig. 12), ziemlich gespannte Blase von 11—12 mm Durchmesser bildend, die ziemlich unten am Vorderende eine feine Öffnung zeigte und hinten kragenartig vom umgestülpten Mundrohre umfasst war; die Oberfläche ringsum eben, von schwach ausgeprägten Quer- und Längsstrichen durchzogen[2]. Nach Spaltung der Blase zeigte sie eine dünne kaum 0,5 mm dicke Wand, die außen wie innen fast

[1] In der Haut der meisten, besonders aber des großen Individuums, fanden sich an der Rückenseite braungelbe Stacheln eingepflanzt, die mitunter in die Eingeweide, besonders in die Niere, hineinragten. Dieselben maßen an Länge bis 15 mm; die Spitze war harpunenartig, mit Widerhaken an den Seitenrändern. Sie stammen nach der Bestimmung des Herrn Inspector Levinsen von den Fußstummeln der (*Laetmonice filicornis* aus der Davis-Street oder wahrscheinlich) *Hermione hystrix* des Mittelmeeres.

[2] Dies erinnert gewissermaßen an die von A. Lang (Lehrb. d. vergl. Anat. 1. Bd. 1888. pag. 201. Fig. 132, 133) gelieferte Darstellung des Pharyngealapparates der Raubanneliden.

keine Spur der bei den Doridien sonst vorkommenden drei polsterartigen Verdickungen zeigte; die Innenseite der Wände mit feinen längslaufenden Linien. Etwa durch die Achse der Blase zog sich die vorgeschobene Speiseröhre von 2,5—3 mm Diam., nur vorn etwas verdünnt; bei diesen Individuen schloss sich unmittelbar der Blase der innerhalb der Körperhöhle liegende Magen (c) an. Bei dem Individuum aus Neapel war der schlaffe längsstreifige Schlundkopf 12 mm lang bei einer Höhe und Breite bis 6; die Dicke der Wände bis 2 mm. Bei den zwei neu zugekommenen Triestiner Individuen betrug die Länge der Mundröhre 3—4 mm; die Länge des Schlundkopfes 18—20 mm bei einer Breite von 12 und 9 und einer Höhe von 10 und 8 mm; die Dicke der Wände bis 2,25 und 2 mm; der Schlundkopf war bei beiden Individuen graulich, längsstreifig, schlaff, längs der Mitte der Unterseite gleichsam stark ausgehöhlt, in der Weise, dass die Unterseite, besonders hinten, fast die obere Wand berührte. Bei dem erwähnten colossalen Individuum betrug die Länge des Schlundkopfes 22 mm bei einer Breite bis 11,5 und einer Höhe bis 8, die Dicke der Wände bis 2 mm; das Organ war übrigens vollständig wie bei den letzterwähnten Individuen.

Die Speicheldrüsen schienen kürzer als bei der vorigen Art, waren weißlich und lagen auch längs der Unterseite des Schlundkopfes; nur bei dem colossalen Individuum erstreckten sie sich seitlich an der oberen Fläche des Magens, waren gelblichweiß, 7,5 mm lang bei einem Durchmesser bis 1,2.

Die Speiseröhre 3—3,5 mm lang. Der fast kugelförmige Magen von 5—6 und 8—10 mm Durchmesser, bei dem größten Individuum 14 mm lang bei einem Diam. von 10; an der unteren Wand kommen zwei starke, etwas hinter der Cardia anfangende und in den Pylorus hinein fortgesetzte Falten vor, deren in einander übergehendes Vorderende mehr oder weniger frei (von der Magenwand abgelöst) vortritt; sonst kommen im Magen feine, mit den vorigen parallele Längsfalten vor. Der Magen war immer leer. Der plötzlich zusammengeschnürte Magen setzt sich in den Anfangstheil des Darmes, Pylorusspartie desselben, fort, welcher eine Art Stiel zwischen Magen und Leber bildet; dieser Theil ist von etwas unbestimmter Länge, meistens 3—5 mm (auch bei dem größten Individuum) lang, seltener 10—11 mm messend, bei einem Durchmesser von 3—4,5; er tritt median unterhalb der Mitte der Leber in dieselbe hinein. Ganz vorn und unten in derselben erweitert sich der Darm zu einer mitunter ziemlich (bis 9 mm) langen, nicht recht weiten Höhle, an

deren Wand mehrere ganz feine Falten und 4 oder 5 ziemlich weite runde Gallenöffnungen. Vom hintersten Theile dieser Erweiterung geht die Fortsetzung des Darmes aus, biegt nach vorn um, mitunter unter die Höhle, steigt empor und verläuft an der Oberfläche längs des inneren Randes der Spermatotheke oder unterhalb derselben in gewöhnlicher Weise. Der Darm war immer leer.

Die Leber unregelmäßig kugel- oder mehr eiförmig, an der Vorder- oder Unterseite durch den Magen und mitunter durch den Schlundkopf mehr oder weniger abgeplattet; schmutziggelblich, bräunlichgelb oder braungrau; 15—17 mm lang bei einer Höhe von 9 und einer Breite von 9—10 mm, bei dem größten Individuum 25 mm lang bei einer Breite von 18.

Das Pericardium meistens etwa 6 mm lang, und die Herzkammer bis 3.5; bei dem größten Individuum betrug die Länge 12 und die der schlaffen Herzkammer 8 mm. Die graue Blutdrüse meistens 4 mm lang. Die weißliche oder schwach gelblichweiße, plan-convexe Niere von der hinteren Eingeweidemasse leicht ablösbar, meistens 8 mm lang bei einer Breite von 6 und einer Dicke von 1,6—2 mm; bei dem größten Individuum betrug die Länge 13 bei einer Breite von 11,5 und einer Dicke von fast 6 mm. Das pericardio-renale Organ weit rechts liegend, etwas abgeplattet, bei den kleineren Individuen etwa 2,2 mm lang, mit etwa 12 starken Längsfalten.

Die Zwitterdrüse die ganze obere Seite und theilweise die Seitenpartien der hinteren Hälfte der Leber bedeckend, mit dem Hinterende mitunter dieselbe überragend und umfassend; bei dem größten Individuum 17 mm lang bei einer Dicke bis 2.5; der Überzug der oberen Seite meistens dunkel schmutzigbraun; die Substanz gelb oder gelblich; der Bau wie gewöhnlich; nur bei dem einen Individuum kamen reife Geschlechtselemente vor, auf getrennte oogene und spermatogene Acini vertheilt. Der dünnere, weiße Theil des Zwitterdrüsenganges viel länger als bei der vorigen Art. Die Spermatocyste auch länger, meistens etwas geschlängelt, bis 10 mm lang bei einem Durchmesser bis 0,75. Die immer auch in einer schalenförmigen Vertiefung an der rechten Seite der Leber, etwa am Übergange zwischen dem 1. und 2. Drittel derselben, ruhende, kugelförmige Spermatotheke von einem Durchmesser von 2,5—5,5, bei dem größten Individuum von 8 mm, gelblich oder gelblichweiß, meistens nur mit sparsamem Inhalte von verfetteten Zellen und von Zoospermien; der Ausführungsgang 2—$2^1/_2$ mal so

lang wie die Drüse, weißlich. Die Schleimdrüse die gewöhnliche lange, kalkweiße, verschieden liegende Schlinge an der Oberfläche der Leber bildend; die gelbe Eiweißdrüse wie oben. Der Penis wie bei der vorigen Art: die Prostata eben so wechselnd in Form und in Größe.

3. *Dor. punctilucens* Bgh. n. sp.

Taf. 8 Fig. 16.

Im Kopenhagener Museum finden sich von dieser Form zwei fast gleich große Individuen, die aus dem Meere von St. Thomas und von Guadeloupe (durch den verstorbenen Herrn Apotheker Rhse, 1860, 1869) stammen.

In der Farbe stimmten sie fast ganz überein. Die Rückenschilder waren schmutzig hellgelb, schwarz marmorirt, von ganz feinen braunlichen Linien (viel feiner als die der Bauchseite) durchzogen; an denselben, besonders am Vorderschilde, und zwar am Vorderende desselben, sparsam zerstreute, schön schillernde smaragdgrüne Punkte; die Ränder bei dem einen Individuum durchschimmernd grünlichgrau mit weißlichen Punkten, bei dem anderen dunkler, fast schwärzlich mit gelblichen Punkten. Die Flügel des Hinterschildes grau und schwarz marmorirt, mit zahlreichen weißlichen Punkten und Fleckchen, besonders der hinteren Seite; die Randpartie, besonders oben, graulichgrün, fein weißpunktirt, oder dunkler. Die Körperseiten und die Innenseite der Fußflügel bräunlichgrau oder dunkler, gelblich punktirt. Die Kieme gelblich. Die Fußsohle sowie die Außenseite der Fußflügel von abwechselnden, schmalen, hell schmutzig gelblichen und braunen Längslinien durchzogen, von welchen die letzteren zum großen Theil wieder Reihen von Fleckchen oder noch dünnere Linien gelblicher Farbe zeigten; der Rand der Fußflügel, besonders an der Innenseite, grünlichgrau, weißlich punktirt oder fast schwärzlich, gelblich punktirt. — Die Länge des größten Individuums (von Guadeloupe) fast 28 mm (bis an die Spitze der Hinterflügel) bei einer Breite bis 12 und einer Höhe bis 10; die Länge des Vorderschildes 11,5, des Hinterschildes 12,5 und seiner Flügel 6 mm, die Länge der Kieme 7 mm.

Die Form ist wesentlich wie bei den anderen Arten. Das Vorderschild am Vorderrande etwas ausgekerbt, die Seitenränder und besonders der Hinterrand stark vortretend. Auch die Seitenränder des Hinterschildes ragten stark hervor, besonders nach hinten zu.

Die Oberfläche der Schilder ganz eben. Die Hinterflügel stark entwickelt, oben durch ein stark vortretendes Mittelstück, noch stärker als bei dem *Doridium depictum*, verbunden; die Flügel denen der erwähnten Art ähnlich, aber stärker vortretend, ohne Geißel. Die Körperseiten ganz wie gewöhnlich; die große gebogene Kieme aus etwa 20 Federn gebildet; die Analpapille, die Vulva und die fast farblose Genitalfurche wie gewöhnlich; kein deutliches »Geruchsorgan«. Der Fuß mit fast geradem, an den Ecken gerundetem Vorderrande; die Fußflügel wie gewöhnlich.

Die Schale im Durchmesser 3 mm haltend, die Breite des härteren Theiles der großen Windung 0,8 mm; sie hatte nur eine ganz kleine und nicht vortretende Spira, die sich nach unten in einen ziemlich langen Fortsatz, welcher an der Vorderseite ausgehöhlt ist, verlängert; diese Spira sowie die weite einfache Windung kalkweiß und hart, mit verdicktem Hinterrand der letzteren; dieser harten Schalenpartie schließt sich eine doch nicht ganz dünne gelbe cuticulare an, die wieder von einer ganz dünnen, fast farblosen eingefasst ist (Fig. 16).

Das Centralnervensystem schien sich wie bei den anderen Arten zu verhalten; eben so die Augen und die Ohrblasen mit ihren Otokonien.

Die Mundröhre etwa 3 mm lang. Der Schlundkopf und seine Muskulatur ganz wie bei den anderen Arten; die Länge betrug 10 mm bei einer Höhe bis 7,5 und einer Breite bis 8; die Lippenscheibe am schrägen Vorderende ungewöhnlich stark und lang, an derselben ziemlich (bis 0,035 mm) große, abgeplattete, längliche, gelbliche, etwas chitinisirte Epithelialzellen; die Dicke der Wand des Schlundkopfes bis 1,5 mm. — Die Speiseröhre, der Magen und der ganze Darm wesentlich wie bei der vorigen Art. — Die Leber kurz und dick, 9 mm lang, vorn und hinten gerundet, das Vorderende aber schief nach unten und hinten abfallend; die Farbe graulichgelb, nach hinten schwarz.

Das Herz, sowie die gelblichweiße Niere wie gewöhnlich.

Die röthlichbraune Zwitterdrüse wenig entwickelt, ohne reife Geschlechtselemente. Die rothgelbe Spermatotheke abgeplattet kugelförmig, von 2 mm Durchmesser. Die Schleimdrüse eine lange Schlinge bildend, gelblich, von 1 mm Durchmesser. — Der Penis etwa 5 mm lang, gelblichweiß; die gelbliche Prostata 6 mm lang bei einem fast durchgehenden Durchmesser von 1—1,2 mm, einfach, etwas wellenartig gebogen.

Diese Art ist von denen des Mittelmeeres ganz verschieden und wird an ihrer Farbe (smaragdgrüne Flecken des Rückens, die lineare Streifung, besonders der Unterseite) leicht kenntlich sein; auch die Form der Schale scheint etwas verschieden.

4. *Dor. purpureum* Bgh. n. sp.

Von dieser neuen Form hat Dall bei Catalina-Island, in der Nähe von Californien, im Januar 1874 ein Exemplar gefischt.

Diese Art, die in meinem Report über die Opisthobranchier der Albatross-Expedition von 1891 beschrieben werden wird, soll lebend von durchgehends dunkler Purpurfarbe sein. In den allgemeinen Form- und Bauverhältnissen stimmt sie mit den anderen Arten überein. Die Penisscheide (Vorhaut) war schwarz, die Glans gelb; die Prostata stark, aber einfach. — Die Schale war vollständig cuticular.

5. *Dor. diomedeum* Bgh. n. sp.

Auch diese neue Art des stillen Meeres wird an der angegebenen Stelle beschrieben werden.

Sie steht im Ganzen, wie es scheint, dem *D. depictum* näher, hat aber eine sehr verschiedene, viel längere und stark verkalkte Schale.

6. *Dor. ocelligerum* Bgh. n. sp.

Diese auch dem stillen Meere gehörende Art ist mit *D. tricoloratum* verwandt und zeigt auch ein Flagellum am Hinterrande des linken Hinterflügels.

2. Navarchus Cooper.

Navarchus. Cooper, Proc. Calif. Acad. N. Sc. Vol. 3. 1863. pag. 58.
Strategus. Cooper, ibid. Vol. 2. 1862. pag. 202.

Clypeus dorsalis anterior utrinque rhinophorio involuto praeditus.

Die Gattung *Navarchus* — für welche Cooper zuerst den schon vergebenen Namen *Strategus* angewendet hatte — unterscheidet sich von den echten Doridien fast nur, aber dann auch sehr auffallend, durch das Dasein von eigenen, denen der Pleurobranchen fast ähnlichen Rhinophorien. Diese gehören aber nicht dem Kopfe an, sondern sind aus den vorderen Ecken des Vorderschildes entwickelt; an ihrem Grunde liegen innen, in das Schild eingeschlossen, die Augen.

Falls wirklich, wie es scheint, die eigenthümlich differenzirten Hautpartien vorn an den Körperseiten unter dem Rande des Vorderschildes, die sogenannten Riechorgane, fehlen, so steht dies wahrscheinlich mit der Entwicklung von Rhinophorien in Verbindung. In der Form sind die Navarchen den Doridien sonst ganz ähnlich, nur vielleicht etwas mehr gestreckt. Auch in dieser Gruppe kommt eine Schale vor, mitunter ganz entieular, mitunter theilweise verkalkt, ganz wie bei den echten Doridien. Auch im inneren Bau stimmen die Doridien und Navarchen wesentlich überein.

Von der Gattung sind bisher nur zwei Arten aus dem östlichen Theile des stillen Meeres bekannt: *inermis* Cooper und *aenigmaticus* Bgh. n. sp.

1. *Nav. inermis* Cooper.

Nav. inermis. Cooper l. c. 1863. pag. 58.
Strategus inermis. Cooper, l. c. 1862. pag. 202.

Taf. 8 Fig. 14.

Diese schöne, bisher nur durch eine unverständliche Beschreibung von Cooper bekannte Thierform wurde von Dall bei Catalina-Isl. (Isthmus) 1873 wieder gefunden. Dall's Exemplar und die Originalzeichnungen von Cooper sind mir von Dall freundlichst zur Untersuchung und Vergleichung zugeschickt worden. Die Ergebnisse derselben werden in meinem Report über die Opisthobranchier der Albatross-Expedition (Bull. Mus. Comp. Z. Harvard Coll.) veröffentlicht werden.

Die Schale war ohne Spur von Verkalkung.

2. *Nav. aenigmaticus* Bgh. n. sp.

Taf. 8 Fig. 15.

Diese neue von der vorigen verschiedene Art liegt mir nur in einem einzigen Exemplar vor, das ebenfalls auf der Expedition des »Albatross« im Busen von Panama gefischt worden ist. Die Untersuchung des Thieres wird an der angegebenen Stelle veröffentlicht werden.

Die Schale ist im Ganzen der von *Doridium tricoloratum* am ähnlichsten und wie diese verkalkt.

Erklärung der Abbildungen
auf Tafel 8.

Doridium tricoloratum (Renier).

Fig. 1. Die Hinterflügel, von hinten.
Fig. 2. Die Schale, von der Hinterseite.
Fig. 3. Das Auge (100 mal vergr.).
Fig. 4. Senkrechter Querdurchschnitt des Schlundkopfes.
Fig. 5. Querdurchschnitt der Kieme. *a* Mesenteriolum.
Fig. 6. *a* Pericardium mit durchschimmerndem Herzen, *b* pericardio-renales Organ.
Fig. 7. *a* Penis, *b* Musc. penis, *c*, *c* die zweilappige Prostata.
Fig. 8. Glans penis mit ihrer Furche.
Fig. 9. *a* Schlundkopf, *b* Speiseröhre, *c* Magen, *d* Anfang des Darmes, *e* und *f* Muskeln des Schlundkopfes.
Fig. 10. Genitalsystem. *a* Ampulle des Zwitterdrüsenganges, *b*, *c* Fortsetzung derselben. *d* Spermatocyste, *e* Spermatotheke, *f* ihr Gang, *g* musculöser Sack, *h*, *h* Schleimdrüse, *i* Eiweißdrüse, *k* Schleimdrüsengang.

Doridium depictum (Renier).

Fig. 11. Die Hinterflügel, von hinten.
Fig. 12. Senkrechter Durchschnitt des herausgedrängten und ganz umgestülpten Schlundkopfes. *a* Öffnung der Speiseröhre, *b* Schlundkopf, *c* Magen, *d* Anfang des Darmes.
Fig. 13 u. 17. Die Schale, von hinten.

Navarchus inermis Cooper.

Fig. 14. *a* Samenrille, *b* Penissack, *c* Prostata.

Navarchus aenigmaticus Bgh.

Fig. 15. *a* Penissack mit durchschimmernder Glans, *b* die zweilappige Prostata.

Doridium punctilucens Bgh.

Fig. 16. Die Schale, von hinten.

Experimentelle Untersuchungen über den Einfluss der veränderten chemischen Zusammensetzung des umgebenden Mediums auf die Entwicklung der Thiere.

2. Theil.

Weiteres über die morphologische Wirkung der Lithiumsalze und ihre theoretische Bedeutung.

Von

Curt Herbst.

Mit Tafel 9 und 10 und 5 Figuren im Text.

Einleitung.

Bei der Ausarbeitung der Resultate meiner Untersuchungen, welche ich im 55. Bande der Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie (1892, pag. 446ff.) veröffentlicht habe, wurde ich auf eine Anzahl neuer Gedanken und Fragen geführt, welche sich auf die merkwürdige Wirkungsweise des Lithiums bezogen. Dieselben veranlassten mich, im Herbst vorigen Jahres von Neuem nach Neapel aufzubrechen, um mir durch erneute Experimente über die Entstehung der Lithiumlarven Klarheit zu verschaffen. Zugleich trug ich mich mit der Hoffnung, dass dabei manche Thatsache würde zu Tage gefördert werden können, die eventuell für die theoretische Morphologie von Wichtigkeit werden möchte.

Bevor ich nun zur Darlegung der Resultate, zu denen mich meine diesjährigen Arbeiten geführt haben, übergehe, will ich Einiges über die Methode sagen, deren ich mich bediente, damit meine Nachfolger genau wissen, unter welchen Bedingungen ich arbeitete.

Was zunächst die von mir verwandte Lithiumlösung anbetrifft, so stellte ich mir dieselbe derart her, dass ich zu 100 ccm Wasserleitungswasser 3,8 g Chlorlithium zusetzte. Ich erhielt auf

diese Weise eine ungefähr 3,7 procentige Lösung, deren Salzgehalt annähernd mit dem mittleren Salzgehalt des Mittelmeerwassers übereinstimmte.

Mit der Benutzung von Wasserleitungswasser als Lösungsmittel für Lithiumsalze ist nur ein geringfügiger Nachtheil verbunden, nämlich der, dass sich eine geringe Menge des sehr schwer löslichen Lithiumkarbonats — besonders bei längerem Stehen — ausscheidet. Dies hat jedoch wenig zu bedeuten, denn der Niederschlag löst sich in überschüssigem Seewasser höchstens mit Zurücklassung einer ganz leichten Trübung wieder auf und ist nicht im Stande, die Versuchsresultate in irgend einer Weise zu alteriren.

Die größte Zahl meiner diesjährigen Versuche wurden derart angestellt, dass ich von der erwähnten 3,7 procentigen LiCl-Lösung 2,5 ccm zu 97,5 ccm Meerwasser setzte. Die individuelle Verschiedenheit der Eier ist zwar bisweilen ziemlich beträchtlich, aber trotzdem kann man bei Anwendung des obigen Receptes fast unbedingt darauf rechnen, Lithiumlarven aus befruchteten Seeigeleiern zu züchten.

Im Winter 91/92 benutzte ich zu meinen Versuchen große Bechergläser, welche 2 Liter Wasser fassten; zu meinen diesmaligen Experimenten habe ich dagegen fast stets kleinere Glasschalen verwendet, die bis zu 400 ccm Flüssigkeit enthielten. Selbstverständlich konnten in denselben nicht so viele Larven gehalten werden, wie in den großen Bechergläsern, aber ihre Form erwies sich als bedeutend praktischer. Es ist besonders darauf zu achten, die Gläser vor dem Gebrauch gehörig mit Süßwasser und eventuell mit etwas Salzsäure zu reinigen, um die an den Glaswänden haftenden Bakterien etc. zu tödten.

Die Gefäße wurden durch einen Glasdeckel verschlossen, um ihren Inhalt vor Staub und Verdunstung zu schützen.

Von einer Durchlüftung wurde nach einigen vergeblichen Versuchen abgesehen. Dieselbe ist aber auch vollkommen überflüssig, wenn man sich darauf beschränkt, die Entwicklung nur bis zu einem gewissen Stadium zu verfolgen. Die Züchtung der Echinideneier gelingt bekanntlich bis zum Pluteus mit der größten Leichtigkeit; selbst in einer geringen Wassermenge geht die Entwicklung bis zu dem genannten Stadium in ganz normaler Weise vor sich.

Die Versuchsreihen wurden täglich mit einer Controllcultur sorgfältig verglichen, wodurch die Möglichkeit vollkommen ausgeschlossen wurde, dass die Experimente durch irgend welche Nebenumstände alterirt werden konnten.

Eben so wie im Winter 91/92 verwandte ich auch dieses Mal zu meinen Versuchen stets Eier, welche in gewöhnlichem Seewasser befruchtet worden waren. Zu den meisten Experimenten habe ich die Eier von *Sphaerechinus granularis* benutzt, da *Echinus microtuberculatus* bis Ende December in Neapel vollkommen unbrauchbar ist. Seine Eierstöcke und Hoden sind zwar dick angeschwollen, so dass die Thiere vollkommen reif erscheinen, aber beim Anschneiden entleeren dieselben nicht Eier oder Sperma, sondern eine milchige Flüssigkeit. Das durch die Sommerhitze erwärmte Meerwasser scheint schädigend auf die Geschlechtsorgane des betreffenden Seeigels einzuwirken und eine eigenthümliche Entartung derselben zu veranlassen. Schon im Herbst 1891 habe ich die gleiche Erfahrung in Neapel gemacht.

Schießlich sei noch erwähnt, dass man sich zur Lösung einer Frage nicht mit einem einzigen Versuche begnügen darf, da man sonst leicht wegen des stets etwas abweichenden Reactionsvermögens der Eier von verschiedenen Weibchen zu ungenauen Resultaten gelangen kann. Die Thatsachen, welche im Folgenden zur Darstellung kommen sollen, wurden an circa 200 Versuchen gewonnen. Da jeder einzelne Versuch im Durchschnitt ungefähr eine Woche in Anspruch nimmt, so muss man stets zu gleicher Zeit eine ganze Anzahl Versuchsreihen im Gange haben, wenn man in einem bestimmten Zeitraum zu einem Ziele kommen will.

Sollte Dieser oder Jener die Absicht haben, meine Versuche mit Eiern von anderen Thieren zu wiederholen, so sei darauf hingewiesen, dass derselbe nicht erwarten darf, etwa auch an Annelidenlarven durch Zusatz von Lithium zum Meerwasser morphologische Veränderungen zu erhalten. Es ist nämlich zu bedenken, dass das Lithium auf die Seeigeleier nicht einfach mechanisch wie auf eine todte Masse wirkt, sondern dass die Lithiumlarve zweierlei Momenten ihren Ursprung verdankt, einmal nämlich der Einwirkung des Lithiums und sodann der specifischen Beschaffenheit des verwendeten Eimaterials, welches ein specifisches Reactionsvermögen besitzt. Ist die specifische Beschaffenheit des Eimaterials grundverschieden, d. h. stammt dasselbe von einer ganz anderen Thiergruppe, so kann entweder eine andere morphologische Reaction eintreten, oder es braucht sich eine solche überhaupt nicht zu zeigen; die Entwicklung der Eier würde dann nur eine allgemeine Schädigung erfahren und auf einem früheren oder späteren Stadium überhaupt ganz stehen bleiben.

So habe ich z. B. selbst die Erfahrung gemacht, dass sich aus Ascidieneiern keine Lithiumlarven züchten lassen. In einer Mischung mit 2% 3,7 procentiger LiCl-Lösung entwickelten sich nämlich sämmtliche Eier normal; in einer mit 3% waren die Larven ebenfalls normal, doch lief die Chorda bisweilen nicht in gerader, sondern in welliger Linie durch den Schwanz hindurch; in einer mit 4% starben die meisten Eier ab, nur einige entwickelten sich und wurden entweder zu normalen Larven oder blieben auf einem früheren Stadium stehen; und in der 4. Cultur mit 6% starben alle Eier ab, ohne sich zu entwickeln.

So weit meine gegenwärtigen Versuche reichen, scheint man selbst aus Eiern von *Asterias glacialis* keine Lithiumlarven züchten zu können. Auch diese negativen Resultate scheinen mir von einigem Interesse zu sein.

Natürlich ist es sehr wohl möglich, dass sich für die Formen, welche sich Lithium gegenüber passiv verhalten, irgend welche anderen morphologische Reagentien auffinden ließen, welche eine Veränderung des Entwicklungsganges zur Folge hätten. Es kommt nur darauf an, eine möglichst große Anzahl von Substanzen zu prüfen.

1. Capitel.

Zur Analysis des Entwicklungsganges der Lithiumculturen.

Wir wollen in diesem Capitel den Versuch machen, den Entwicklungsgang der Lithiumlarven einer genauen analytischen Untersuchung zu unterziehen, um uns erstens einige Klarheit darüber zu verschaffen, was wir an der normalen Entwicklung durch das Lithium eigentlich abgeändert haben, und um zweitens den nächsten Ursachen dieser Veränderungen nachzuspüren.

Zu diesem Zwecke ist es zuvor nöthig, einen Überblick über die Entwicklung der Lithiumlarven zu geben. Wir werden dabei gezwungen sein, bereits in der 1. Mittheilung Gesagtes zu wiederholen, daneben wird aber auch manche neue Beobachtung mitgetheilt werden können. Ich halte es für das Beste, an der Hand eines Beispieles die Entwicklung einer Lithiumcultur kurz zu schildern.

Die in normalem Seewasser befruchteten Eier von *Sphaerechinus granularis* waren gegen 5 Uhr Nachmittags in eine Lösung gebracht worden, welche in 100 Theilen 97,5 Theile Meerwasser und 2,5 Theile

der 3,7procentigen Chlorlithiumlösung enthielt. Die Temperatur der verwandten Flüssigkeit betrug 15° C.

Am anderen Morgen befanden sich in der Cultur Blastulae, welche die Eihaut verlassen hatten und unbeweglich am Boden lagen. Ein Vergleich derselben mit den Controllthieren zeigte, dass sie ein etwas anderes Aussehen aufwiesen als diese. Ihr Blastocoel erschien nämlich ziemlich klein, dagegen ihre Wandung von bedeutender Dicke (Taf. 9 Fig. 2). Die Größe des Blastocoels und die Dicke der Wandung waren bei den verschiedenen Individuen Schwankungen unterworfen.

Bei schwacher Vergrößerung erschien die innere Begrenzungslinie der Blastulawand von dunkler Farbe, während letztere selbst deutlich radiär gestreift war, wie dies in Fig. 2 zu sehen ist. Eine genauere Untersuchung bei stärkerer Vergrößerung zeigte, dass diese radiäre Streifung der dicken Blastulawand dadurch bedingt ist, dass die Zellen nach dem Blastocöl zu in Vacuolen einen wahrscheinlich gallertigen Stoff abgeschieden haben, und dass die Trennungsflächen dieser Vacuolen alle radiär gestellt sind. Nur Anfangs scheinen alle Zellen der Blastula an ihrer inneren Begrenzungsfläche eine Vacuole zu besitzen (Fig. 2 u. 8), später aber lassen manche — vor Allem die Zellen des vegetativen Poles — dieselben vermissen, wie dies z. B. die Fig. 3 und 9 zeigen. So lange sich die Blastula noch in der Eihülle befindet, ist von einer vacuoligen Beschaffenheit ihrer Zellen nichts zu sehen; dieselbe bildet sich also erst später aus. In Fig. 1 ist eine Blastula in der Eihülle aus einer Lithiumcultur zur Darstellung gebracht.

Auch in der normalen Entwicklung zeigen die Blastulae von *Sphaerechinus granularis* nach dem Verlassen der Eihülle eine vacuolige Beschaffenheit ihrer Wandung, und zwar sind es die Zellen des animalen Poles, welche vor Allem mit Vacuolen versehen sind, während der vegetative Pol davon frei ist. Die Wand erscheint in Folge dessen hier dünner und besteht aus niedrigeren, aber compakteren Zellen als der übrige Theil der Blastula. Fig. 10 bringt eine solche Larve zur Darstellung; an derselben ist noch besonders die eigenthümliche Anordnung der Zellen in der Zone um den vegetativen Pol bemerkenswerth [1].

[1] Jedem, der die Selenka'sche und Hatschek'sche Abbildung von den »Urmesenchymzellen« kennt, wird sofort die Ähnlichkeit derselben mit meiner Fig. 10 auffallen. Ich glaube, dass die beiden Forscher dasselbe Bild vor Augen gehabt

Während man also auch in der normalen Entwicklung von *Sphaerechinus* von einem vacuoligen Stadium der Blastula reden kann, obwohl dasselbe meist nicht so ausgeprägt ist wie in den Lithiumculturen, so kommt ein solches Stadium an den Blastulis von *Echinus microtuberculatus* nach meinen Beobachtungen überhaupt nicht vor, und in den Lithiumculturen findet es sich in ähnlicher, aber etwas anderer Weise wie bei *Sphaerechinus* nur dann, wenn die Larven besonders energisch vom Lithium afficirt worden sind.

Kehren wir nun nach dieser Abschweifung wieder zu unserer Lithiumcultur zurück und verfolgen ihren Entwicklungsgang weiter.

Sehen wir von der im Vorstehenden beschriebenen stark vacuoligen Beschaffenheit der Blastulawand der Lithiumlarven von *Sphaerechinus* ab, so besteht das erste Charakteristicum einer Lithiumcultur der Controllcultur gegenüber darin, dass die Larven sehr lange auf dem Blastulastadium stehen bleiben. Bei *Sphaerechinus* währt dies bei einer Temperatur von 16° C. so lange, dass die Larven selbst am 2. Tage nach erfolgter Befruchtung noch Blastulae sind und dass sie sich erst am 3. Morgen in die Länge gestreckt haben. In Fig. 4 ist eine solche Larve abgebildet. Der animale Theil ihrer Wandung zeigt noch eine etwas vacuolige Beschaffenheit und besitzt ziemlich lange und relativ weit von einander entfernte Wimpern; der übrige Theil dagegen — seine Größe ist beträchtlichen Schwankungen unterworfen — besitzt keine Vacuolen mehr, die Zellen sind compakt, von ziemlicher Dicke und zeigen ein glänzendes, etwas grünliches Aussehen. Die Wimpern sind an diesem Theil kleiner als an dem animalen, in welchem sich außerdem die meisten Pigmentzellen ansammeln. Das Aussehen des vegetativen, grünlich glänzenden Theiles der langgestreckten Larven ist dasselbe wie das des Urdarmes der Gastrula, er unterscheidet sich nur in so fern von ihm, als letzterer normalerweise eine dünnere Wandung besitzt als ersterer.

Die langgestreckten Larven haben sich am darauffolgenden Tage durch eine Einschnürung in zwei sich blasig von einander absetzende

---

haben wie ich. Die SELENKA'schen Abbildungen erklären sich meiner Meinung nach so, dass verschieden viele Zellen am vegetativen Pole der Vacuolen entbehrten, während die übrigen Zellen der Blastula solche aufwiesen. Die betreffenden Zellen lagen also so zu sagen in einer Grube, in der sogen. »Mesenchymgrube« SELENKA's. Bei *Echinus* kommt das vacuolige Stadium der Blastula normalerweise nicht vor; hier mag SELENKA durch Erscheinungen, wie sie KORSCHELT (**11**) anführt, irregeführt worden sein.

Theile gegliedert Fig. 5 u. 6, von denen wir in unserer 1. Mittheilung den dickwandigen Urdarmabschnitt (*ua*) und den dünnwandigen Gastrulawandabschnitt (*ga*) genannt haben. Die Größe dieser beiden primären Abschnitte der typischen Lithiumlarve ist starken Schwankungen unterworfen: sie können entweder gleich groß sein, oder der Gastrulawandabschnitt tritt an Größe hinter dem Urdarmabschnitt zurück, ja dies kann so weit gehen, dass er dem letzteren nur noch als kleiner Knopf aufsitzt, und schießlich kommt es auch vor, dass er überhaupt nicht mehr gebildet wird. In Fig. 13 *a—f* Taf. 19 habe ich in meiner 1. Arbeit eine Reihe Larven abgebildet, welche die allmähliche Reduction des Gastrulawandabschnittes schön zur Anschauung bringt. Dasselbe zeigen die Fig. 11, 6, 12—14 auf Taf. 9 in dieser Arbeit.

Die Einschnürung zwischen den beiden Blasen geht bei *Sphaerechinus* meist so weit, dass überhaupt keine Communication zwischen den beiden Theilen mehr besteht (vgl. Fig. 7, 12, 18 etc.). Bei *Echinus* kommt es dagegen bisweilen vor, dass die einzelnen Abschnitte der Lithiumlarven nicht vollkommen von einander abgegliedert werden[1].

Wir wollen nun die Entwicklung unserer Lithiumcultur weiter verfolgen. Am Tage nach der Abgliederung der beiden primären Abschnitte bildet sich zwischen denselben ein schmales Verbindungsstück. Dasselbe entsteht durch secundäres Auswachsen aus der dünnwandigen Blase, wie dies an den Fig. 7, 17, 22, 26 auf Taf. 9 u. 10 zu sehen ist. Bisweilen kann es auch ganz oder theilweise in die dünnwandige Blase eingestülpt sein (Taf. 10 Fig. 32).

Das Verbindungsstück bleibt meist schmal; es kann jedoch auch vorkommen, dass es eine größere Breite gewinnt; dann nimmt allerdings Hand in Hand mit der Ausdehnung die Dicke seiner Wandung mehr und mehr ab.

Der dickwandige Theil der Lithiumlarve zeigt manchmal an demselben Tage, an welchem das Verbindungsstück entsteht, eine mehr oder weniger ausgeprägte Gliederung in zwei Theile, deren relative Größe Schwankungen unterworfen ist. Der distale Theil des

[1] Wollte man versuchen, die Lithiumlarven weiter zu züchten, so müsste man dazu solche Larven auswählen, bei denen die einzelnen Theile noch mit einander communiciren; im entgegengesetzten Falle kommt es nämlich leicht dazu, dass sich die einzelnen Abschnitte vollständig von einander trennen, die Larve sich also in ihre einzelnen Theile auflöst.

dickwandigen Abschnittes — das heißt der, welcher nicht an den Gastrulawandabschnitt angrenzt — kann hier und da auch nur durch eine kleine Ausstülpung vertreten sein (vgl. Fig. 13 *a*–*c* und 16 *g* u. *h* meiner 1. Arbeit).

Mit der Bildung eines Homologons der Wimperschnur des Pluteus, das übrigens sehr verschieden ausfallen kann, indem es bald als Wimperplatte (Fig. 17), bald als Wimperkamm (Fig. 7) oder gar als Wimperring (Fig. 15 u. 22) vorhanden ist, geht die Entwicklung der Lithiumlarven zu Ende.

Wir hatten vorstehender Schilderung die Entwicklung einer typischen Lithiumcultur von *Sphaerechinus* zu Grunde gelegt; *Echinus* würde hiervon etwas abweichen. Ich habe die betreffenden Differenzen in meiner 1. Arbeit (pag. 471) aufgezählt; hier sei nur noch nachgetragen, dass sich das Verbindungsstück bei *Echinus* nicht durch Auswachsen der an den dickwandigen Abschnitt angrenzenden Zellen des Gastrulawandabschnittes bildet, sondern von dem Urdarmabschnitt abgliedert.

Wir hatten oben den typischen Entwicklungsgang der Lithiumculturen geschildert, wie er sich meist bei Zusatz von 2,5 Theilen 3,7 procentiger Chlorlithiumlösung zu 97,5 Theilen Meerwasser abspielt. Bei Zusatz von etwas weniger Lithium kann man aber auch bewirken, dass sich die Larven derart entwickeln, dass der Urdarm resp. das Entoderm — wie wir ja auch sagen können — nicht nach innen wächst, sondern nach außen angelegt wird. Die Gastrulawand, das Ektoderm, behält dabei dieselbe Größe wie bei einer normalen Gastrula.

Von einer solchen Cultur mit Exogastrulis — wie wir uns passend ausdrücken können — giebt es continuirliche Übergänge zur typischen Lithiumentwicklung; ja es kann sogar vorkommen, dass sich in einer und derselben Cultur neben Larven, die sich in die Länge strecken und durch Einschnürung in die beiden primären Abschnitte theilen, auch solche mit einem Exo-Urdarm vorfinden, welcher sich von dem Ento-Urdarm einer normalen Gastrula nur durch die größere Dicke seiner Wandung unterscheidet (vgl. hierzu Fig. 11 u. 31 mit Fig. 43).

Gestützt auf die Thatsache des allmählichen Überganges von einer Exogastrula mit nach außen angelegtem Urdarm zu einer typischen Lithiumlarve, hatte ich in meiner 1. Arbeit mit Recht den dickwandigen Theil des letzteren mit dem Urdarm einer normalen Gastrula homologisirt und desshalb Urdarmabschnitt genannt, während

der dünnwandige Theil als Homologon der Gastrulawand erkannt wurde und desshalb den Namen Gastrulawandabschnitt erhielt.

Durch die allmählichen Übergänge, welche wir zwischen solchen Lithiumlarven haben, deren beide primäre Abschnitte ungefähr gleich groß sind, und solchen, bei denen der dünnwandige Theil nur durch einen kleinen Knopf repräsentirt wird, wie dies an den Fig. 12, 13 u. 27 auf Taf. 9 u. 10 zu sehen ist, sind wir nun zu sagen gezwungen, dass sich die Bildungszone des Urdarmes, welche normalerweise durch einen kleinen Bezirk am vegetativen Pole der Blastula dargestellt wird, unter dem Einfluss von Lithiumsalzen derart verschieben lässt, dass sie sich immer weiter nach dem vegetativen Pole auf Kosten der Gastrulawand ausdehnt, so dass letztere schließlich vollkommen rudimentär wird oder überhaupt nicht mehr vorhanden ist (Fig. 14). Diese Thatsachen gewinnen einen merkwürdigen Ausdruck, wenn wir statt Urdarm das Wort Entoderm einführen. Der dickwandige Abschnitt der Lithiumlarven, der — wie wir gezeigt haben — dem Urdarm homolog ist, würde also den entodermalen Theil der Larven repräsentiren, während der dünnwandige Abschnitt der ektodermale ist. In den Fig. 11, 6, 12—14 findet also eine allmähliche Zunahme des Entoderms und Hand in Hand damit eine successive Reduction des Ektoderms statt. In Fig. 13 ist letzteres nur noch durch den mit *gu* bezeichneten kleinen Knopf vertreten und in Fig. 14 ist es überhaupt nicht mehr gebildet worden; hier ist die ganze Blastulawand zum Entoderm geworden[1].

So absonderlich dies auch klingen mag, so wird man doch — wie gesagt — durch die morphologische Vergleichung der verschiedenen unter dem Einfluss des Lithiums entstandenen Larvenformen mit den normalen Entwicklungsstadien zu dieser Schlussfolgerung gezwungen.

Aber auch abgesehen von der fest begründeten Homologie zwischen dem Urdarm einer normalen Gastrula und dem dickwandigen Abschnitt einer Lithiumlarve, gleicht schon das bloße Aussehen des letzteren vollkommen dem des Entoderms der normalen Larvenstadien, worauf bereits einmal hingewiesen wurde (pag. 141).

Das charakteristische Aussehen des Urdarmabschnittes erlaubt

[1] Bereits in meiner 1. Arbeit war im Wesentlichen auf p. 480 u. 481 dasselbe gesagt. Dem denkenden Leser jener Arbeit wird in Folge dessen obige Auseinandersetzung nichts Neues bieten.

uns auch, jene Larven, welche überhaupt keinen Gastrulawandabschnitt mehr abgegliedert haben, also so zu sagen ganz zum Urdarm geworden sind, trotz ihrer blastulaähnlichen Form, die eventuell etwas in die Länge gestreckt sein kann, von einer gewöhnlichen Blastula zu unterscheiden. Diese charakteristischen Merkmale der Holoentoblastiae — so können wir passend die so zu sagen ganz zum Urdarm, ganz zu Entoderm gewordenen Larven bezeichnen — den gewöhnlichen Blastulis gegenüber sind folgende.

Das erste zeigt sich in der verschiedenen Größe der beiden Larvenformen; wie ein Vergleich der Figuren 3 u. 14 lehrt, sind nämlich die Holoentoblastiae größer als die gewöhnlichen Blastulalarven.

Das zweite besteht in der verschiedenen Bewimperung. Während nämlich die Blastulae ziemlich lange und relativ weit von einander entfernte Wimpern besitzen — wie dies in den Fig. 2, 3, 8 u. 9 zu sehen ist — weisen die Holoentoblastiae kleinere, aber dichter stehende Flimmerhaare auf (Fig. 14).

Das dritte Unterscheidungsmerkmal[1] beruht auf der Beschaffenheit der Wandung beider Larvenkategorien. Denn während diese bei den Blastulis — wie wir oben sahen — mehr oder weniger vacuolig ist, ist sie bei den Holoentoblastiis compakt und entbehrt der vacuoligen Beschaffenheit (vgl. Fig. 14 mit den Fig. 2 u. 3).

Der vierte Unterschied endlich — es ist der schwerwiegendste — besteht darin, dass die Wand einer gewöhnlichen Blastula aus weit weniger Zellen besteht als die der Holoentoblastia. Zellgrenzen lassen sich zwar nicht wahrnehmen, aber man ersieht durch Kernfärbemittel leicht, dass die letzteren eine weit größere Anzahl dicht an einander liegender Kerne besitzen, als die ersteren, deren Zellkerne wegen der verhältnismäßig großen Zellen von weit geringerer Zahl sind (vgl. Fig. 16*a* u. 16*b*).

Es handelt sich nun darum, die Holoentoblastiae noch von einer anderen Larvenkategorie, den sogen. Stereoblastulis der Gebrüder Hertwig zu unterscheiden. Da die ersteren nämlich vorzugsweise in solchen Culturen vorkommen, in welchen die zugesetzte Menge Lithiumlösung in sehr energischer Weise auf die Eier eingewirkt hat, so finden sich neben ihnen stets eine größere oder geringere Anzahl Blastulae, welche derart durch das Lithium geschädigt worden sind,

[1] Dieses Unterscheidungsmerkmal hat nur für Culturen, die mit *Sphaerechinus*-Eiern angesetzt worden sind, Geltung.

dass sie sich überhaupt nicht über das Blastulastadium hinaus entwickelt haben, sondern trüb und undurchsichtig geworden und mehr oder weniger zusammengeschrumpft sind. Die Undurchsichtigkeit der betreffenden Larven wird dadurch bedingt, dass ihr Blastocoel vollständig mit Mesenchymzellen und vor Allem mit dunklen Zerfallsproducten ausgefüllt ist.

Von diesen dunklen und krankhaften Stereoblastulae unterscheiden sich die Holoentoblastiae — von ihrer Größe abgesehen — durch ihr relativ helles und gesundes Aussehen; ihr Blastocoel ist nicht mit einer undurchsichtigen Masse vollständig ausgefüllt, sondern birgt nur eine größere oder geringere Anzahl Mesenchymzellen in sich, die theilweise Pigmentkörnchen enthalten können.

Sollte man mir etwa einwenden wollen, dass eine solche gesund aussehende Larve weiter nichts wäre, als eine gewöhnliche Blastula, die sich zwar nicht weiter entwickelt habe, aber auch nicht degenerirt sei, sondern ihr gesundes Aussehen behalten habe, so muss ich hierauf erwiedern, dass wir ja oben verschiedene Unterscheidungsmerkmale kennen gelernt haben, die uns ermöglichen, eine gewöhnliche Blastula und eine Holoentoblastia aus einander zu halten.

Eine andere Frage ist es, ob sich nicht auch unter den Stereoblastulis degenerirte und undurchsichtig und zusammengeschrumpfte Holoentoblastiae befinden können. Eine sichere Entscheidung dieser Frage erscheint mir unmöglich, denn eine zusammengeschrumpfte Holoentoblastia würde eben so aussehen wie eine Stereoblastula. Erstens sind nämlich die Wimpern der letzteren wegen des Zusammenschrumpfens mehr einander genähert als bei einer normalen Blastula, zweitens ist ihre Wandung nicht mehr vacuolig, sondern compakt, und drittens endlich erscheinen sie kernreicher als die gewöhnlichen Blastulae, da ihre Zellen in Folge des Schrumpfens einander mehr genähert sind und außerdem ihr Blastocoel eine größere Menge Mesenchymzellen enthält. So lassen uns die Merkmale zur Unterscheidung von gewöhnlichen Blastulis und Holoentoblastiis bei einem Vergleich der letzteren mit Stereoblastulis im Stich und es bleiben hier — wie oben angeführt — nur zwei Kriterien übrig, dies sind die verschiedene Größe und das verschiedene Aussehen.

Nach dieser eingehenden Darstellung der morphologischen Veränderungen, welche man an Seeigellarven durch Zusatz von Lithium zum Meerwasser erhalten kann, wollen wir daran gehen, die hauptsächlichen Abänderungen ihrem Wesen nach zu sichten.

Wir haben hierbei zwei verschiedene Kategorien zu unter-

scheiden, deren scharfe Auseinanderhaltung für die späteren Capitel von Wichtigkeit ist.

Die erste Kategorie wird uns klar, wenn wir die Fig. 31 auf Taf. 10 betrachten. Dieselbe unterscheidet sich von einer normalen Gastrula nur dadurch, dass der Urdarm nach außen, statt nach innen gewachsen ist. Wir können derartige Larven passend mit den Namen Exogastrulae belegen. Die erste Kategorie der durch das Lithium erzielten morphologischen Abänderungen besteht also in der »Exogastrulation«[1].

Die wichtigste Veränderung aber, von der in diesem Capitel am meisten die Rede war und die als die typische Lithiumwirkung aufzufassen ist, ist diejenige, welche sich an den Figuren 4—7 (Taf. 9) zu erkennen giebt. Sie besteht — wie wir bereits oben sahen — in einer Vergrößerung der Urdarm- resp. Entodermbildungszone. Dies wäre also die zweite Kategorie der durch das Lithium erzielten Abänderungen.

Wir fragen nun unsrer zu Anfang dieses Capitels gegebenen Disposition gemäß weiter, welches die nächsten Ursachen der typischen Lithiumentwicklung sind, wobei wir zunächst vollkommen die Ursachen der bloßen Exogastrulation bei Seite lassen wollen. Zur Lösung der aufgeworfenen Frage bedürfen wir zunächst einer genaueren Kenntnis der Vorgänge, welche sich bei der normalen Gastrulation abspielen.

Das Beobachten der normalen Gastrulation macht es nun wahrscheinlich, dass die Entodermbildung von einem kleinen, runden Bezirk am vegetativen Pole ausgeht. Die Zellen dieses Bezirkes vermehren sich intensiv[2]; die Spannung der Blastulawand verhindert eine Größenzunahme der betreffenden Zone in derselben Ebene, und die Folge davon ist, dass sie sich aus der Blastulawand hervorwölben muss. Hierbei ist nun freilich dies nicht einzusehen,

[1] Wie Driesch unten pag. 221 ff. zeigen wird, lässt sich die einfache Exogastrulation auch durch Wärmezufuhr künstlich hervorrufen.

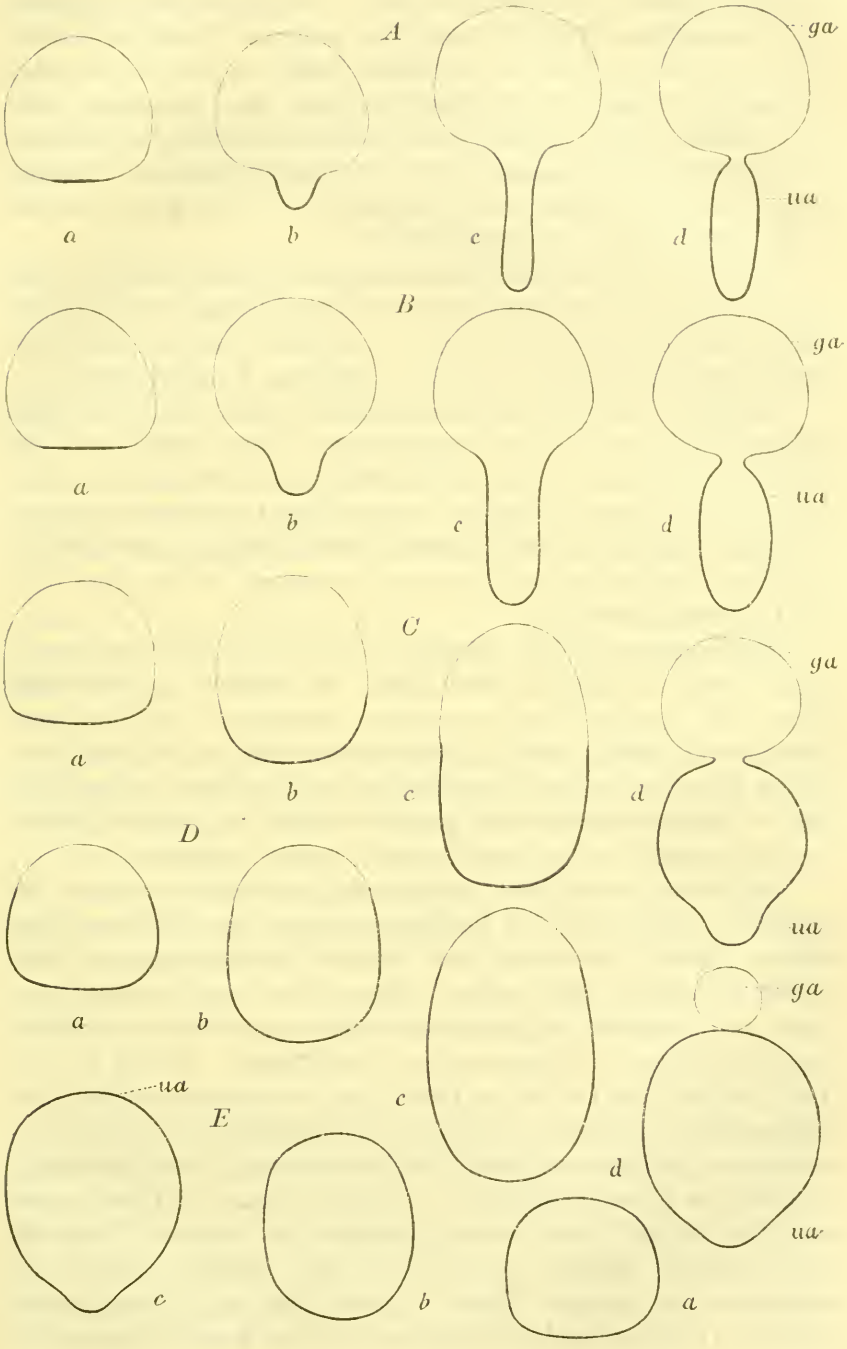
[2] Während es für die Furchung charakteristisch ist, dass bei ihr Zellenvermehrung ohne nachträgliches Wachsthum der Tochterzellen erfolgt (Driesch 2, ist nach Abfurchung des Keimes Zelltheilung stets mit größerem oder geringerem Wachsthum verbunden. Wenn in Folge dessen im Folgenden nach Bildung der Blastula die Rede von Zelltheilung ist, so ist damit zugleich gesagt, dass dann an der betreffenden Stelle zugleich auch größeres oder geringeres Wachsthum stattfindet. Erwähnt mag hierzu noch werden, dass das Wachsthum bis zur Bildung des Pluteus wohl größtentheils durch Wasseraufnahme bewerkstelligt wird.

warum normalerweise die Vorwölbung gerade nach innen erfolgt und nicht nach außen, da Beides denkbar und möglich wäre. Es muss also für die Erklärung der Entogastrulation neben dem starken Wachsthum noch eine besondere Veranlassung vorhanden sein, welche das Wachsen der Zone nach innen bewirkt. Dieselbe braucht nicht während der ganzen Dauer der Urdarmbildung zu wirken, sondern kann von momentaner Dauer sein, denn ist einmal eine geringfügige Einstülpung vorhanden, so muss der Urdarm in derselben Richtung weiter wachsen. Welcher Natur freilich dieser Anstoß ist, lässt sich zur Zeit schwer sagen; man könnte vielleicht daran denken, dass im Momente der Einstülpung des Urdarms im Blastocoel ein etwas geringerer osmotischer Druck herrscht als außen, und dass diese Differenz, welche nur von geringer Größe zu sein braucht, richtungsbestimmend auf die wachsende Entodermzone wirke, aber es lassen sich zur Zeit keine Beweise für diese Vermuthung beibringen.

Im Gegensatz zum intensiven Wachsthum des Urdarmbezirkes ist das active Wachsthum der Gastrulawand resp. des Ektoderms gering. Da nun aber die Larven in Folge des in der primären Leibeshöhle herrschenden Turgors trotzdem stetig an Größe zunehmen, so muss nothgedrungen ihre Wandung immer mehr an Dicke verlieren. Daher kommt es, dass die Pluteuswandung aus einem so dünnen Plattenepithel besteht. Ein intensiveres Wachsthum findet bei der Pluteusbildung nur bei jenen Zellen statt, welche die Wimperschnur und die von dieser mit umsäumten Fortsätze zu liefern haben.

Wenden wir uns nach dieser Darlegung der Wachsthumsprocesse in der normalen Entwicklung wieder unseren Lithiumlarven zu, so sehen wir, dass hier die Vertheilung der Zellenvermehrung und des Wachsthums anders ist. Betrachten wir nämlich mit einem Kernfärbungsmittel tingirte Lithiumlarven, bei denen der Urdarmabschnitt den ektodermalen Gastrulawandabschnitt an Größe übertrifft, so zeigt sich an der großen Zahl dicht an einander liegender Kerne in der Wandung der Urdarmblase, dass eine Zellenvermehrung nicht nur an der normalen Entodermbildungsstelle, sondern an einem weit größeren Theil der Blastulawand stattgefunden hat (Taf. 9 Fig. 18).

Gestützt auf diese Thatsache können wir nunmehr daran gehen, die verschiedenen durch das Lithium erzielten morphologischen Abänderungen auf ihre zunächst liegende Ursache zurückzuführen. Die nebenstehenden Schemata *A*—*E* werden zum Verständnis des Folgenden


A
a
b
c
d
ga
ua
B
a
b
c
d
ga
ua
C
a
b
c
d
ga
ua
D
a
b
c
d
ga
ua
E
c
b
a

— wie ich glaube — wesentlich beitragen. Die Entodermbildungszone ist in sämmtlichen Figuren durch eine schwarze Linie dargestellt. In Fig. *A* ist sie noch von derselben Größe wie bei der normalen Gastrulation. Durch das Lithium wird nun aber verursacht, dass jener Anstoß, welcher normalerweise das Hineinwachsen des Urdarmes in das Blastocoel veranlasst, gerade in entgegengesetzter Richtung erfolgt, was die Bildung einer Exogastrula zur Folge hat, wie sie z. B. in Taf. 9 Fig. 17 dargestellt ist.

In Fig. *B* ist die Zellenvermehrungszone größer geworden; der herauswachsende Urdarmabschnitt ist in Folge dessen breiter als normal, etwa wie er in Taf. 9 Fig. 11 abgebildet ist, und das Endresultat wird eine Larve sein, wie sie die Fig. *Bd* repräsentirt.

In Fig. *C* hat sich die Zellenvermehrungszone über die ganze vegetative Wand der Blastula ausgedehnt. Hier wächst also der Urdarmabschnitt nicht mehr aus der ektodermalen Blase hervor, wie in den beiden ersten Beispielen, sondern die Larve streckt sich in die Länge, schlägt also den typischen Entwicklungsgang der Lithiumlarven ein, wie er von *Sphaerechinus granularis* in den Fig. 1—7 auf Taf. 9 dargestellt ist.

Noch weiter nach dem animalen Pole ist die Zellenvermehrungszone in Fig. *D* gerückt. Der Theil, in welchem normalerweise keine oder geringe Zellenvermehrung stattfindet, und der zum Gastrulawandabschnitt bei den Lithiumlarven wird, ist hier auf einen kleinen Knopf wie in den Fig. 12 und 18 (Taf. 9) reducirt, und in Fig. *E* kann er überhaupt nicht mehr gebildet werden, da sich die Zellenvermehrungszone um die ganze Blastula herum ausgedehnt hat.

Wir hatten somit durch vorstehende Auseinandersetzungen die nächsten Ursachen für die Hauptlarvenformen der Lithiumculturen kennen gelernt. Wie würde nun aber der Entwicklungsgang jener Larven aufzufassen sein, welche Anfangs zwar einen geringfügigen Ansatz zur normalen Entogastrulation machen, dann aber den typischen Entwicklungsgang der Lithiumculturen einschlagen? Die Fig. 19 u. 20 (Taf. 9) bringen zwei Larven zur Darstellung, welche einen solchen Entwicklungsmodus durchgemacht haben; sie unterscheiden sich von gewöhnlichen Lithiumlarven durch das Vorhandensein einer Einstülpung am Ende des Urdarmabschnittes. Ich glaube, dass die Entstehungsgeschichte solcher Larven derart aufzufassen ist, dass bei ihnen die morphologische Wirkung des Lithiums erst, nachdem bereits die Gastrulation in normaler Weise begonnen hat, zur Geltung kommt und eine Vergrößerung der Wachsthumszone und deren Flächenentfal-

tung nach außen hervorruft. Die kleine Einstülpung am Ende des Urdarmabschnittes kann dann entweder secundär nach außen hervortreten oder sie kann bestehen bleiben und nach Ausbildung der Lithiumlarve sogar an Größe zunehmen. Ihr Größerwerden habe ich in meiner 1. Mittheilung genauer verfolgt und auf pag. 479 beschrieben. Es tritt stets nur dann ein, wenn die Lithiumgestalt ausgebildet ist, und der Urdarmabschnitt Contractionsvermögen erlangt hat. Letzteres wirkt dem osmotischen Druck im Inneren des Larvenkörpers entgegen und gestattet so eine Vergrößerung der kleinen Einstülpung. Außerdem können contractil gewordene Mesenchymzellen, welche die Einstülpung mit der entgegengesetzten Wandung des Urdarmabschnittes verbinden, durch ihre Contraction eine Vergrößerung der ersteren herbeiführen. Die Vergrößerung scheint mir dabei auf dreierlei Weise vor sich gehen zu können. Einmal wird sie nämlich durch einfaches Zurückstülpen eines Theiles des Urdarmabschnittes bewirkt werden können, sodann scheint mir die Contraction der erwähnten Muskelzellen entweder als Reiz auf die Wandung der Einstülpung einwirken und ein actives Wachsthum derselben veranlassen oder schließlich auch nur eine einfache passive Ausdehnung von ihr herbeiführen zu können. So weit meine Beobachtungen reichen, glaube ich, dass alle drei Modi zusammenwirken können[1].

Vorstehenden Erörterungen sei noch hinzugefügt, dass ich das Größerwerden der häufigen Einstülpung am Ende des Urdarmabschnittes nur bei *Echinus microtuberculatus* beobachtet habe. Es kommt zwar auch bei *Sphaerechinus* vor, dass sich Anfangs ein mehr oder weniger langer Ento-Urdarm anlegt und dass sich erst nachträglich die Wachsthumszone vergrößert und nach außen vorwölbt, wie dies z. B. in Fig. 21 (Taf. 9) zu sehen ist; aber dass sich die kleine Einstülpung, welche sich bisweilen am Ende des Urdarmabschnittes vorfindet, secundär verlängert, habe ich nicht beobachtet.

[1] In meiner ersten Arbeit habe ich auf pag. 479 die Frage aufgeworfen, ob aus einer Lithiumlarve mit verlängerter Einstülpung am Ende des Urdarmabschnittes durch vollständiges Zurückziehen des letzteren und des Verbindungsstückes in den Gastrulawandabschnitt nicht schließlich doch noch eine Larve mit normalem Pluteusdarm hervorgehen könnte. Letzteres wäre natürlich nur dann möglich, wenn die 3 Abschnitte nicht zu sehr von einander abgeschnürt wären, und der Gastrulawandabschnitt eine genügende Größe besäße, damit er die beiden anderen aufnehmen könnte. Zu einer Entscheidung der wichtigen Frage habe ich bis jetzt noch keine Gelegenheit gehabt.

Fassen wir nun schließlich noch einmal mit kurzen Worten zusammen, was wir an der Echinodermenentwicklung durch Zusatz von Lithium zum Meerwasser abgeändert haben und was nicht, so scheint die wichtigste Veränderung die Vergrößerung der Wachsthumszone zu sein, welche normalerweise zur Bildung des Urdarmes führt. Die Verschiebung der Wachsthumsrichtung der Entodermbildungszone wäre sodann die zweite Modification des normalen Entwicklungsganges.

Dies wären die beiden hauptsächlichen Abweichungen: worin bestehen nun aber die Ähnlichkeiten zwischen dem Lithiumentwicklungsgang und dem normalen Verlauf der Ontogenie?

Sie bestehen erstens in dem gleichen Verlauf der Mesenchymbildung, welche nicht nur am vegetativen Pole der Blastula (Fig. 3), sondern auch noch später am freien Ende des Urdarmabschnittes stattfinden kann (Fig. 17, 18, 22 etc.), zweitens darin, dass sich in beiden Fällen — abgesehen von den Holoentoblastiis — zwei Keimblätter von differentem histologischen Charakter bilden, und drittens in der Entstehung einer lebhaft wimpernden Epithelverdickung am Gastrulawandabschnitt, welche als ein Homologon der Pluteuswimperschnur zu betrachten ist (Fig. 7, 17, 23).

In seltenen Fällen wurden an der dem Urdarmabschnitt gegenüberliegenden Seite der Gastrulawandblase kleine Kalknadeln in Form eines Dreistrahlers bemerkt. Dies wäre also ein vierter Anklang an die normale Entwicklung; aber ihre Zahl, die bis zu 4 betragen kann, und ihre Lage würden dann wenigstens eine Abweichung vom normalen Verhalten zeigen.

Schließlich sei noch erwähnt, dass ich in meiner 1. Abhandlung das Verbindungsstück mit dem Enddarm homologisirt habe, ich will jedoch ein Eingehen hierauf an dieser Stelle unterlassen und erst in einem späteren Capitel darauf zurückkommen.

2. Capitel.

Über die Nachwirkung eines vorübergehenden Aufenthaltes in einer Lithiumlösung auf den Entwicklungsgang der Seeigeleier.

Im vorigen Jahre hatte ich einmal nebenbei die Beobachtung gemacht, dass sich noch nicht vollkommen ausgebildete Lithiumlarven, wenn man sie der Lithiumlösung entnimmt und in reines Seewasser, also in ihre alten Bedingungen

zurückbringt, nicht die Neigung verrathen, sich in normaler Weise weiter zu entwickeln, sondern den Lithiumentwicklungsgang weiter verfolgen und sich zu vollkommenen Lithiumlarven ausbilden.

Die Beobachtung war für mich desshalb von großem Interesse, weil nach ihr die durch das Lithium hervorgebrachten morphologischen Abänderungen der normalen Larvenformen eine gewisse Dauer versprechen, und weil durch sie ferner gezeigt wurde, dass der Einfluss des Lithiums sich auch dann noch auf die Echinidenlarven geltend machen kann, wenn das Lithium selbst schon wieder aus dem umgebenden Medium entfernt worden ist.

Zu einer genauen Verfolgung dieser einmaligen Beobachtung kam ich im vorigen Jahre nicht; da sie mir aber von großer Wichtigkeit zu sein schien, so beschloss ich, während meines diesjährigen Aufenthaltes an der Zoologischen Station in Neapel eingehende Untersuchungen über die merkwürdige Nachwirkung eines vorübergehenden Aufenthaltes in einer Lithiumlösung auf die Entwicklung der Seeigeleier anzustellen.

Ich begann meine Versuche damit, dass ich Blastulae der Lithiumlösung entnahm und in reines Seewasser überführte. Dabei verfuhr ich auf folgende Weise. Es wurden aus dem Versuchsgefäße Blastulae mittels einer Pipette mit möglichst wenig Wasser in ein kleines Salznäpfchen gebracht. Indem ich nun mit einem Finger an die eine Seite des Näpfchens pochte oder auch dasselbe schwach auf den Tisch aufschlug, wurde eine Anhäufung der Larven in der Mitte des Gefäßes bewirkt, und dieselben konnten dann mit einer geringfügigen Menge Wasser in gewöhnliches Seewasser übergeführt werden.

Es dürfte am zweckmäßigsten sein, an einem Beispiel den Verlauf eines solchen Experimentes zu schildern.

Am 19. Nov. 92 Abends 6 Uhr wurden befruchtete, noch ungefurchte Eier von *Sphaerechinus granularis* in ein Gefäß gebracht, welches 1950 ccm Seewasser und 50 ccm 3,7%ige LiCl-Lösung enthielt. Die Temperatur in dem Culturgefäß betrug Anfangs 20° C., sank dann aber auf 16° C. herab.

Am 20. Nov. Morgens 10 Uhr hatten die Eier das Blastulastadium erreicht. Die Blastulae hatten die Eihülle bereits verlassen und lagen bewegungslos am Boden.

An demselben Tage Nachmittags 5 Uhr wurden nunmehr Blastulae, die sich seit dem Morgen nicht wesentlich verändert hatten, auf die oben angegebene Weise in ein Gefäß mit reinem Seewasser

übergeführt. Als ich am anderen Morgen die Cultur controllirte, hatten die meisten Larven den Entwicklungsgang der Lithiumlarven eingeschlagen; freilich war dies nicht in der Weise geschehen, dass sich die Larven in die Länge gestreckt und durch Einschnürung die beiden primären Abschnitte gebildet hätten, sondern es wuchs an ihrem vegetativen Pole ein Urdarmabschnitt hervor, der an Breite einen normalen Urdarm, den man sich nach außen gestülpt denkt, etwas übertraf (Fig. 11). Die Wachsthumszone war also bereits etwas größer geworden, als sie normalerweise ist.

Am Ende des Urdarmabschnittes war häufig eine kleine Einstülpung vorhanden. Nur selten kam es vor, dass eine Larve mit Ento-Urdarm, aber ohne Ansatz zur Lithiumentwicklung zu sehen war. Die Larven schwammen frei im Wasser umher. Sie hatten also im gewöhnlichen Seewasser ihr Bewegungsvermögen, das durch Lithium stark alterirt wird, wieder erlangt.

Die Larven, welche in der Lithiumlösung geblieben waren, waren an demselben Morgen meist in die Länge gestreckte Blastulae, an deren Wandung man die typischen zwei Theile erkennen konnte. Sie glichen also ungefähr der in Fig. 4 abgebildeten Larve.

Am 22. November Morgens 10 Uhr wurden die beiden Culturen wieder durchmustert. Im reinen Seewasser schienen alle zu Lithiumlarven mit den typischen zwei Abschnitten geworden zu sein. Am Ende des Urdarmabschnittes war — wie am Tage vorher — ziemlich häufig eine kleine Einstülpung vorhanden. In der Lithiumcultur waren an den Larven zwar ebenfalls die beiden primären Abschnitte vorhanden, aber meist noch nicht von einander abgegliedert. Der Gastrulawandabschnitt war von sehr verschiedener Größe und bisweilen bedeutend kleiner als der Urdarmabschnitt.

Tags darauf hatte sich im reinen Seewasser der Urdarmabschnitt in 2 Theile gegliedert, von denen der Endtheil der kleinere war. Im Gastrulawandabschnitt hatte sich das Kalkskelett in anomaler Weise angelegt und häufig ganz bedeutend entwickelt (Fig. 23). Zwischen den beiden primären Blasen hatte sich bei manchen Larven das Verbindungsstück gebildet (Fig. 23).

In der Lithiumcultur war es zur Abgliederung der beiden primären Theile gekommen. Am Ende des Urdarmabschnittes war meist eine kleine Aussackung vorhanden und hier und da saß derselben außen eine kleine Rosette von Zellen an, wie sie häufig bei Lithiumlarven beobachtet wird und z. B. in den Fig. 11 (Taf. 9) und 41 (Taf. 10) zu sehen ist.

Am 24. November zeigten die Larven im reinen Seewasser Rückbildungserscheinungen, welche in einer ganzen oder theilweisen Auflösung des Urdarmabschnittes bestanden. Die Folge davon war, dass sich am 26. November in der Cultur nur noch Gastrulawandabschnitte von verschiedener Größe mit anomal entwickeltem Kalkgerüst vorfanden. Im Gegensatz hierzu waren in der Lithiumlösung noch eine ganze Anzahl vollständiger Larven vorhanden, obgleich sich auch hier viele in Gastrulawandabschnitt und Urdarmblase getrennt hatten.

Überblicken wir nunmehr die Resultate, welche sich aus vorstehender Versuchsreihe ergeben, so steht obenan die Thatsache, dass sich die 23 Stunden alten Blastulae, welche aus der Lithiumlösung zurück in reines Seewasser gebracht wurden, und denen man äußerlich absolut nicht ansehen konnte, welchen Entwicklungsgang sie einschlagen würden, nicht zu normalen Entogastrulis, sondern zu Lithiumlarven entwickelten. Es offenbarten sich also an ihnen im Princip dieselben Erscheinungen wie an den Blastulis, welche in der Lithiumlösung geblieben waren; im Speciellen zeigten sich dagegen zwischen den beiden Versuchen mannigfache Unterschiede. Der erste von diesen ist die verschiedene Art und Weise der Bildung des Urdarmabschnittes. Während sich nämlich derselbe in der Lithiumlösung durch eine Einschnürung vom ektodermalen Theile trennte, wuchs er im reinen Seewasser aus der Gastrulawandblase hervor. Da er trotzdem breiter und länger war, als ein normaler nach außen gestülpter Ento-Urdam sein würde, so stand also die Entwicklung der Larven im reinen Wasser in der Mitte zwischen der einfachen Exogastrulation und der typischen Lithiumentwicklung.

Hand in Hand mit der verschiedenen Entstehung des Urdarmabschnittes ging eine Verschiedenheit in der Größe des ektodermalen Theiles. Derselbe war nämlich in der Lithiumcultur bisweilen ganz rudimentär, während er im gewöhnlichen Seewasser stets eine respectable Größe besaß.

Weiter war in der Lithiumcultur am Ende des Urdarmabschnittes meist eine kleine Ausstülpung vorhanden, während der entodermale Theil der Larven, die sich in reinem Meerwasser befanden, häufig eine kleine Einstülpung aufwies.

Der vierte Unterschied bestand darin, dass sich der Urdarmabschnitt bei den Seewasserlarven in 2 Theile gliederte, was bei den Larven in der Lithiumcultur nicht erfolgte, und schließlich entwickelte sich in dem Gastrulawandabschnitt der ersteren

in anomaler Weise ein häufig weit ausgebildetes Kalkgerüst (Fig. 23), von dem bei den Larven, die in der Lithiumlösung geblieben waren, jede Spur fehlte.

Abgesehen von diesen 5 morphologischen Unterschieden zeigten sich noch 2 in physiologischer Richtung. Es erhielten nämlich die Larven im gewöhnlichen Seewasser ihr Bewegungsvermögen wieder, welches sie in der Lithiumlösung fast ganz verloren hatten, zeigten sich jedoch im Gegensatz hierzu hinfälliger als die in der Lösung gebliebenen Larven, d. h. ihre Urdarmabschnitte fielen eher der Auflösung anheim als die letzterer.

Die Blastulae dieses im Vorstehenden eingehend geschilderten Experimentes waren 23 Stunden in der Lithiumlösung gewesen.

Es fragt sich nun, ob es einzig und allein von der Länge des Aufenthaltes abhängt, welchen Entwicklungsgang die in reines Seewasser zurückgebrachten Blastulae einschlagen werden.

Jeder, der sich einmal experimentell mit der Einwirkung äußerer Agentien auf lebende Wesen beschäftigt hat, wird gleich von vorn herein antworten, dass ihm eine positive Antwort auf die Frage wegen der individuellen Verschiedenheit der Eier unwahrscheinlich sei. Die Experimente beweisen die Richtigkeit dieser Vermuthung. So entwickelten sich z. B. Blastulae, die nach 23 Stunden der Lithiumlösung entnommen worden waren und sich unter denselben Bedingungen befanden wie die Larven des oben angeführten Versuches, nur theilweise zu Exogastrulis, während der andere Theil einen normalen dreigliedrigen Pluteusdarm erhielt. Einzelne von der letzteren Kategorie entwickelten sich sogar zu vollkommen normalen Pluteis. Die Lithiumwirkung zeigte sich also nur an einem Theile der Larven, aber auch an diesem nur in der Weise, dass sie ein Herauswachsen des Urdarmes, aber keine Vergrößerung der Wachsthumszone hervorrief. Ferner entwickelte sich das Kalkgerüst in den Gastrulawandabschnitten der Exogastrulis nicht stets in anomaler Weise wie bei den Lithiumlarven der zu Anfang erwähnten Cultur, sondern es legte sich bisweilen in normaler Weise an, und es entstanden so einzelne normale Plutei mit Kalkgerüst, Fortsätzen und Wimperschnur, aber ohne Darm, da sich der Exo-Urdarm bei allen Larven nach einigen Tagen auflöste[1].

[1] In Fig. 28 ist ein ziemlich normaler Pluteus ohne Entodarm abgebildet. Derselbe weist jedoch noch einen Exodarm auf; er stammt nicht aus der Cultur, von der oben die Rede ist. Auch Driesch (vgl. unten pag. 224) ist es gelungen, aus seinen Exogastrulis sogen. Anenteriae zu züchten.

Ferner ist zu erwarten, dass die Temperatur, bei welcher sich die Eier entwickelt haben, von wesentlichem Einfluss auf die Art des Entwicklungsganges ist. Dies lehrt z. B. folgender Versuch:

Am 1. Dec. 92 10½ Uhr Morgens wurden befruchtete Eier in eine Lösung gebracht, welche in 100 Theilen 97,5 Theile Seewasser und 2,5 Theile 3,7%ige LiCl-Lösung enthielt. Die Eier waren am anderen Morgen um 10 Uhr dabei, die Eihaut als Blastulae zu verlassen, und wurden in reines Seewasser übergeführt. Die Temperatur, bei der sie sich entwickelten, betrug 14—15° C.

An den darauf folgenden Tagen zeigten nur ganz vereinzelte Anklänge an die Lithiumentwicklung, die allermeisten hatten einen Entodarm bekommen. Einige von der letzteren Kategorie wurden sogar zu normalen Pluteis, andere wichen mehr oder weniger in Folge wenig und anomal entwickelten Kalkgerüstes von der Pluteusform ab und die dritten endlich hatten überhaupt keinen definitiven Mund bekommen, obgleich sich ihr Darm in 3 Theile gegliedert haben konnte (Taf. 10 Fig. 39 und 40).

Die Differenz zwischen diesem Versuche und dem, welchen wir oben als Beispiel gebrauchten, ist nicht zu verkennen, denn dort wurden alle Blastulae zu Lithiumlarven. Da nun aber beide Versuche mit verschiedenem Eimaterial gemacht worden waren, so wurde das Resultat noch einmal auf die Weise controllirt, dass ich Eier von demselben Weibchen in eine Lösung von 14¾—15° C. Wärme brachte, während ein anderer Theil unter sonst gleichen Bedingungen in einen Wärmofen gesetzt wurde, der auf 28° C. erwärmt war. Nach circa 15 Stunden wurden beide Partien der Lithiumlösung entnommen und in reines Seewasser übergeführt. Die Eier, welche sich in dem kälteren Wasser entwickelt hatten, waren in dieser Zeit Blastulae geworden, befanden sich jedoch innerhalb der Eihülle; die anderen dagegen waren zwar auch noch Blastulae, hatten aber die Eihülle bereits verlassen. Im gewöhnlichen Seewasser schlugen nun letztere den Entwicklungsgang der Lithiumlarven ein, starben aber bald ab, da die hohe Temperatur sie sehr geschädigt hatte, während die Blastulae der anderen Versuchsreihe sich zu ausgebildeten Pluteis entwickelten.

Demnach giebt bei gleich langem Aufenthalt in der Lithiumlösung die Temperatur der letzteren den Ausschlag für den Modus des Entwicklungsganges, den die in reines Seewasser zurückgebrachten Larven einschlagen werden.

Da nun aber die Temperatur die Schnelligkeit der Entwicklung stark beeinflusst — wie dies ja allbekannt und auch aus Obigem

zu ersehen ist — so ist mit vorstehendem Satze zugleich gesagt, dass der Entwicklungsmodus von dem Stadium abhängig ist, welches die Eier in der Lithiumlösung erreicht haben.

Es fragt sich also nunmehr, welches Entwicklungsstadium die Eier erreicht haben müssen, damit sich an ihnen — wenn sie in reines Seewasser zurückgebracht sind — noch irgend welche morphologische Wirkung des Lithiums zu erkennen geben kann.

Ich halte es für das Zweckmäßigste, von den vielen Experimenten, welche zur Lösung dieser Frage angestellt wurden, eines herauszugreifen und genauer durchzusprechen; und zwar werde ich eine solche Versuchsreihe wählen, aus welcher wir zugleich noch einige andere wichtige Thatsachen erfahren können.

Am 5. Dec. $9^1/_2$ Uhr Abends wurden Eier von *Sphaerechinus granularis* in eine Glasschale gebracht, welche 975 ccm Seewasser und 25 ccm 3,7%ige LiCl-Lösung enthielt. Die Temperatur betrug circa 14° C. Das Wasser mochte sich in der Nacht noch etwas abgekühlt haben, wenigstens bestanden die Eier am anderen Morgen $9^1/_2$ Uhr — also nach 12 Stunden — nur aus 48—64 Furchungszellen; nur vereinzelte schienen mehr zu besitzen. Ich brachte eine Portion von ihnen in ein Gefäß mit reinem Seewasser. Der Bequemlichkeit wegen will ich diese Cultur mit dem Buchstaben A bezeichnen.

An demselben Tage — also am 6. Dec. — Nachmittags 2 Uhr war die Entwicklung so weit vorgeschritten, dass die Blastula in Bildung war; die einzelnen Furchungszellen hatten sich jedoch noch nicht vollkommen epithelartig angeordnet. Jetzt wurde eine 2. Portion der Lithiumlösung entnommen und in reines Seewasser übergeführt; wir wollen diese Cultur mit B bezeichnen.

Nachmittags $5^1/_2$ Uhr waren die Blastulae ausgebildet; ein Theil von ihnen war noch in der Eihülle, der andere war dagegen gerade dabei, dieselbe zu verlassen. Die Portion, welche jetzt in reines Seewasser gebracht wurde, soll mit C bezeichnet werden.

Am 7. Dec. Morgens 10 Uhr befanden sich in der Lithiumlösung bewegungslose Blastulae, bei denen die Mesenchymbildung noch nicht einmal im Gange war. Es wurde eine 4. Portion Larven in reines Seewasser übergeführt; dieselbe soll im Laufe der weiteren Darstellung unter D aufgeführt werden.

An demselben Tage Nachmittags $4^1/_2$ Uhr wurde eine 5. Portion Blastulae der Lithiumlösung entnommen und in reines Seewasser gebracht; sie sei mit dem Buchstaben E bezeichnet.

Am 8. Dec. Nachmittags $2^1/_4$ Uhr waren die Larven in der Lithiumlösung immer noch Blastulae. Jetzt wurde die letzte Portion Larven in reines Seewasser übergeführt; sie soll als Cultur F angeführt werden.

Wir wollen nun die im Vorstehenden aufgezählten Culturen in ihrer Entwicklung weiter verfolgen.

Was zunächst die Larven anbetrifft, welche in der Lithiumlösung geblieben waren, so blieben sie 4 Tage lang Blastulae und starben dann ab, indem sie trüb wurden und zusammenschrumpften. Obgleich wie gewöhnlich nur 2,5% der Lithiumlösung zum Meerwasser gesetzt worden waren, so war doch diese Menge für das verwandte Eimaterial zu stark gewesen.

Die Eier der Cultur A wurden zu normalen Pluteis und entwickelten sich eben so rasch wie die Controlleier, welche von Anfang an in reinem Seewasser gewesen waren.

In Cultur B wurden ebenfalls alle Eier zu Entodarmlarven, von denen sogar eine bedeutende Anzahl zu mehr oder weniger normalen Pluteis wurden. Die anderen Larven blieben mehr oder weniger weit in der Entwicklung zurück und wiesen z. Th. einige bemerkenswerthe Eigenthümlichkeiten auf. Es entstand nämlich bei einigen Entogastrulis nachträglich eine dickwandige Vorwölbung des Urmundfeldes, und bisweilen wuchs aus derselben eine dünnwandige Blase hervor, wie dies in Fig. 21 (Taf. 9) zu sehen ist. Eine andere Eigenthümlichkeit bestand darin, dass einzelne Plutei einen 3. analen Arm und zwar stets auf derselben Seite aufwiesen[1]. Schließlich sei noch erwähnt, dass die Cultur B im Vergleich zur Controllcultur eine Verzögerung in ihrer Entwicklung erfuhr.

In der Versuchsreihe C wurden die meisten Larven zu Entogastrulis, von denen die normalsten sogar Pluteusorganisation erreichten. Einige wenige Larven schlugen den Lithiumgang ein; ihr Urdarmabschnitt wies hier und da eine kleine Einstülpung an seinem freien Ende auf. Von besonderen Eigenthümlichkeiten waren dieselben wie in voriger Cultur zu bemerken (nachträgliche Vorwölbung des Urmundfeldes, dünnwandige Blase daran, und 3. analer Arm). Die Verzögerung in der Entwicklung war noch bedeutender als in B.

In der Cultur D, deren Larven nach $36^1/_2$ Stunden in reines Seewasser übergeführt worden waren, entwickelten sich ungefähr

[1] Wir werden später auf diese und einige andere Eigenthümlichkeiten zurückkommen.

alle zu typischen Lithiumlarven. Der Urdarmabschnitt theilte sich durch eine Einschnürung in zwei Theile (Fig. 23), und im Gastrulawandabschnitt entwickelten sich Kalknadeln, die jedoch nicht weit ausgebildet wurden. Nur eine einzige Entogastrula mit dickem Urdarm wurde in der ganzen Cultur bemerkt.

In dem Gefäße E, in welches 43 Stunden alte Blastulae gebracht worden waren, schlugen alle Larven den Lithiumgang ein, es kam jedoch nicht bei allen zur Abgliederung der beiden primären Abschnitte. Im Gastrulawandabschnitt waren Kalknadeln vorhanden, jedoch nicht bei allen Larven. Hier und da wurden sogar kleine Kalknädelchen im Urdarmabschnitt bemerkt (Taf. 10 Fig. 25 und 26).

In der Cultur F endlich, deren Larven nach $64^3/_4$ Stunden der Lithiumlösung entnommen worden waren, blieb der eine Theil überhaupt auf dem Blastulastadium stehen und starb allmählich ab, indem die Larven trüb wurden, zusammenschrumpften und sich sodann auflösten. Der andere Theil der Larven ging den Lithiumgang, aber es kam nicht immer zur Abgliederung der beiden primären Abschnitte. Der ektodermale Gastrulawandabschnitt war von sehr verschiedener Größe; bisweilen war er auf einen kleinen Knopf reducirt (Fig. 27) oder war überhaupt nicht mehr gebildet worden. Die Larven, bei denen letzteres eingetreten war, waren also zu Holoentoblastiis geworden.

Gehen wir nun daran, an der Hand der Resultate vorstehender Versuchsreihe die obige Frage zu beantworten, welches Stadium die Eier in der Lithiumlösung erreicht haben müssen, damit sich an ihnen die morphologische Wirkung des Lithiums noch in irgend einer Weise zu erkennen geben kann, wenn sie in reines Seewasser zurückgebracht werden, so müssen wir sagen, dass die Eier bis zum Blastulastadium gekommen sein müssen. Es zeigte sich nämlich die morphologische Wirkung des Lithiums zuerst andeutungsweise an einigen Larven von Versuch B; sie bestand in einer nachträglichen, dickwandigen Vorwölbung des Urmundfeldes. Die ersten Larven mit einem wirklichen Urdarmabschnitt zeigten sich jedoch erst in dem Versuchsgefäß, in welches Blastulae gebracht worden waren, welche die Eihaut verlassen wollten. Wenn wir von der geringfügigen Veränderung in Cultur B absehen, so müssen wir die obige Antwort, welche lautete, dass die Eier das Blastulastadium erreicht haben müssen, dahin präcisiren, dass die Blastulae so weit vorgeschritten sein müssen, dass sie im Begriff stehen, die Eihaut zu verlassen.

Ein Vergleich dieses Resultats mit denen meiner zahlreichen anderen Experimente lehrt, dass es im Großen und Ganzen Gültigkeit hat. Wir dürfen also erst dann erwarten, wenigstens an einzelnen Larven in reinem Seewasser morphologische Veränderungen zu erhalten, wenn sich die Eier in der Lithiumlösung bis zu Blastulis entwickelt hatten, die eben dabei waren, der Dottermembran zu entschlüpfen. Werden Blastulae, die sich noch sämmtlich in der Eihülle befinden, oder vorgeschrittene Furchungsstadien der Lithiumlösung entnommen, so zeigt sich in reinem Seewasser im Allgemeinen entweder gar keine Wirkung oder sie offenbart sich nur in physiologischer Hinsicht, indem die Entwicklung im Vergleich zur Controllcultur mehr oder weniger verzögert wird.

Eine absolute Gültigkeit haben vorstehende Sätze nicht, sie gelten nur im Großen und Ganzen, um dies noch einmal ganz besonders zu betonen. So habe ich z. B. unter sonst gleichen Bedingungen sogar einmal einige wenige Exogostrulae in einer Cultur erhalten, deren Eimaterial ungefähr auf dem 64-Zellenstadium der Lithiumlösung entnommen worden war. Dies war jedoch ein außergewöhnliches Vorkommnis, und die Lithiumwirkung zeigte sich dabei nur von einer Seite, d. h. sie veranlasste ein bloßes Herauswachsen des Urdarmes, der sonst seine normale Breite beibehielt. Diejenigen Larven derselben Cultur, welche sich zu gewöhnlichen Pluteis entwickelten, wurden in ihrer Entwicklung etwas verzögert; an ihnen gab sich in Folge dessen nur die physiologische Wirkung des Lithiums zu erkennen.

Wurden die Eier der Lithiumlösung entnommen und in reines Seewasser übergeführt, bevor sie das Stadium von 64 Zellen erreicht hatten, so habe ich nie eine Einwirkung des Lithiums auf die Entwicklung — sei es in morphologischer oder in physiologischer Hinsicht — constatiren können.

Nach den vorstehenden Erörterungen können wir folgende Stufenleiter der Lithiumwirkung, wie sie sich an den auf verschiedenen Entwicklungsstadien aus der Lithiumlösung in reines Seewasser zurückgebrachten Larven zu erkennen giebt, aufstellen.

Die erste Andeutung einer Einwirkung des Lithiums äußert sich in einer Verzögerung der Entwicklung, welche aber sonst normal verläuft. Die zweite Stufe wird dadurch repräsentirt, dass an einigen Larven der Urdarm in normaler Breite anstatt nach innen nach außen wächst und so zur Bildung von sogenannten Exogastrulis führt. Der

dritte Grad der Wirkungsstärke offenbart sich endlich in einer Vergrößerung der Wachsthumszone und in einer mehr oder weniger vollkommenen Flächenentfaltung des entodermalen Theiles nach außen.

Diese letzte Kategorie der Lithiumwirkung zeigte sich z. B. an der Cultur, welche wir gleich zu Anfang dieses Capitels eingehend besprochen haben. Die Wachsthumszone war an den Larven derselben nur sehr geringfügig vergrößert, und der Urdarmabschnitt bildete sich in Folge dessen durch Auswachsen, nicht durch Einschnürung.

Es fragt sich nun, wann man die Larven aus der Lithiumlösung nehmen muss, damit sie in reinem Seewasser den typischen Entwicklungsgang der Lithiumlarven einschlagen, welcher darin besteht, dass sich die Blastulae in die Länge strecken und durch eine Einschnürung in die beiden primären Abschnitte gliedern[1].

Wenn wir die Antwort auf diese Frage nach den Resultaten der Versuchsreihe A—F geben wollten, so müssten wir sagen, dass bei einer Temperatur von 14—15° C. die Larven circa 36 Stunden in dem mit Lithium versetzten Meerwasser bleiben müssen, damit sie die typische Lithiumentwicklung einschlagen können. Es wäre natürlich oberflächlich geurtheilt, wollten wir dieses Resultat für absolut bindend halten, denn es spielt eben die specifische Beschaffenheit des Materials eine große Rolle bei allen experimentellen Versuchen. Mag man daher auch bei derselben Temperatur von 14—15° C. bisweilen bereits eher die typische Lithiumentwicklung erhalten, so kann ich doch — gestützt auf eine Anzahl von Experimenten — sagen, dass man dieselbe in reinem Seewasser erst dann sicher zu erhalten erwarten darf, wenn die Larven bis zu 36 Stunden in der Lithiumlösung geblieben sind. Da sich die morphologische Wirkung des Lithiums — wie wir oben sahen — im Großen und Ganzen erst nach der Ausbildung der Blastula zu zeigen beginnt, so kommt es vor allen Dingen auf die Länge der Zeit an, welche die Larven nach Ausbildung der Blastula noch in dem mit Lithium versetzten Seewasser verbracht haben. Die Ausbildung der Blastula von *Sphaerechinus granularis* nimmt bei einer Temperatur von 14—15° C. ungefähr 16—18 Stunden in Anspruch. Es müssten also die Larven als Blastulae etwa 18—20

[1] Ich nenne diese Weise des Lithiumentwicklungsganges desshalb die typische, weil sie am wenigsten mit der normalen Entwicklung gemein hat.

Stunden in der Lithiumlösung geblieben sein, damit sie den typischen Gang der Lithiumentwicklung einschlagen können.

Werden die Blastulae noch später der Lithiumlösung entnommen, wie dies in den Versuchen F und E geschehen ist, so nähern sie sich immer mehr dem Verhalten der Larven, welche in der Lösung geblieben sind. In unserem Falle war die Lithiumcultur überhaupt nicht über das Blastulastadium hinausgekommen, da für ihr Eimaterial die zugesetzte Menge Lithium offenbar bereits zu stark war und demnach für dasselbe die Reizschwelle, bei der die typische Lithiumentwicklung eintritt, tiefer als gewöhnlich d. h. unter 2,5% lag. Im Einklange hiermit entwickelte sich auch ein Theil der Blastulae, welche am spätesten der Lithiumcultur entnommen worden war (Cultur F), überhaupt nicht weiter, sondern blieb auf dem Blastulastadium stehen und starb unter Zusammenschrumpfung ab.

Eines geht noch aus einem Vergleich der Seewasserculturen A—F mit der Lithiumcultur hervor, das an dieser Stelle noch hervorgehoben sein möge. Es wird nämlich in den Fällen, wo der Lithiumgehalt für das verwendete Eimaterial zu hoch war, die schädliche Wirkung mehr oder weniger aufgehoben, wenn die Eier aus der Lithiumcultur früher oder später in reines Wasser zurückgebracht werden.

Sämmtliche Resultate, die wir bis jetzt klar gelegt haben, wurden an Culturen gewonnen, die auf 97,5 Theile Seewasser 2,5 Theile Lithiumlösung enthielten. Es wurde dabei festgestellt, dass man im Allgemeinen erst dann in reinem Wasser wenigstens an einigen Larven den morphologischen Einfluss des Lithiums zu constatiren erwarten darf, wenn die Eier bis zur vollständigen Ausbildung der Blastula, die im Begriff steht der Eihaut zu entschlüpfen, in der Lithiumflüssigkeit geblieben sind.

Es fragt sich nun, ob man die Eier nicht bereits auf einem vorgeschrittenen Furchungsstadium der Lithiumlösung entnehmen und in reinem Seewasser trotzdem Lithiumlarven erhalten kann, wenn man die Eier in eine Flüssigkeit bringt, die auf 97 Theile Seewasser 3 Theile oder auf 96 Theile 4 Theile 3,7%ige LiCl-Lösung enthält.

So weit meine Beobachtungen reichen, kann ich melden, dass dies im Großen und Ganzen nicht der Fall ist, denn wurden Eier, die sich in 60, 64 oder einige Zellen mehr getheilt hatten, zu gleicher Zeit einer Cultur entnommen, welche 2,5% Lithiumlösung enthielt, und einer zweiten, zu deren Seewasser 3% zugesetzt worden waren, so

zeigte sich zwischen beiden Versuchen kein Unterschied: die Eier entwickelten sich in reinem Seewasser ohne Verzögerung zu normalen Pluteis.

Wurden aus drei Culturen, von denen die eine in 100 Theilen Flüssigkeit 2,5 Theile, die zweite 3 und die dritte 4 Theile der 3,7%igen LiCl-Lösung enthielt, Blastulae, die soeben gebildet worden waren und sich noch in der Eihülle befanden, in reines Seewasser übertragen, so zeigten dieselben in ihrer Weiterentwicklung ebenfalls noch keine morphologischen Unterschiede, sondern wurden sämmtliche zu gewöhnlichen Pluteis; nur wurde ihre Entwicklung um so mehr verzögert, je stärker die Lithiumlösung war, in der sie sich befunden hatten.

Ein wahrnehmbarer Unterschied in dem Entwicklungsgang der Seewasserculturen tritt erst dann ein, wenn sich die ausgeschlüpften Blastulae eine gewisse Zeit in Lithiumlösungen von verschiedener Concentration aufgehalten haben.

Einen deutlichen Beweis hierfür liefert eine Versuchsreihe, bei der die ausgeschlüpften Blastulae nach 18 Stunden Culturen entnommen wurden, die in 100 Theilen Flüssigkeit $3^1/_2$, 3, 2 und $1^1/_2$ Theile LiCl-Lösung enthielten[1]. Die Blastulae aus der Cultur mit dem höchsten Procentsatz entwickelten sich in reinem Seewasser meist zu Lithiumlarven, nur vereinzelte wurden zu Entogastrulae, die theilweise sogar einen definitiven Mund bekamen. Die Larven aus der zweiten Cultur entwickelten sich in verschiedener Art und Weise, indem die einen zu Entodarmlarven mit definitivem Mund und dreigliedrigem Darm wurden, während die zweiten zwar auch einen Ento-Urdarm, zu gleicher Zeit aber auch eine Vorwölbung des Urmundfeldes erhielten, und die dritte Kategorie endlich den Entwicklungsgang der Lithiumlarven einschlug. In dem nächsten Gefäß, welches die Blastulae aus der Cultur enthielt, deren Seewasser mit 2 Procent Lithiumlösung versetzt worden war, entwickelten sich nur

[1] Die Temperatur in den Versuchsgefäßen betrug 20° C. Ferner sei an dieser Stelle noch nebenbei darauf hingewiesen, dass die obige Versuchsreihe auch desswegen von Interesse ist, weil für ihr Eimaterial die Reizschwelle, bei der Lithiumentwicklung eintritt, außergewöhnlich tief lag. Es genügte nämlich ein Zusatz von 2 Theilen Lithiumlösung zu 98 Theilen Seewasser, um die typische Lithiumentwicklung hervorzurufen; ja es wurden sogar bei einem Zusatz von 1,5 Theilen noch sämmtliche Larven zu Lithiumlarven, von denen jedoch nur ein Theil eine vergrößerte Wachsthumszone aufwies, während der andere durch einfache Exogastrulis repräsentirt wurde.

einige Exogastrulae, die allermeisten Larven bekamen einen Entodarm, und die normalsten von ihnen erreichten Pluteusorganisation, ja konnten sogar kurze Fortsätze aufweisen. Die Blastulae aus der schwächsten Lithiumcultur endlich wurden zu mehr oder weniger normalen Pluteis, die jedoch hier und da einen aus dem After blasig vorgestülpten Enddarm hatten (Taf. 10 Fig. 29). Exogastrulae wurden nicht beobachtet.

Vorstehende Resultate zeigen auf das deutlichste, dass die Höhe der Concentration der Lithiumlösungen in so fern einen Einfluss auf die Weiterentwicklung in reinem Seewasser hat, als von Blastulis verschiedener Culturen, welche von demselben Eimaterial, aber mit verschiedenen Lithiumdosen angesetzt worden waren, nach gleich langem Aufenthalt in Seewasser mit Lithium diejenigen am meisten zur Bildung von Lithiumlarven neigen, welche in der Cultur mit dem stärksten Procentsatz gewesen sind.

Nach Aufstellung dieses Satzes sind wir nunmehr — wie ich glaube — mit der Beantwortung aller Fragen, die man in Bezug auf die Nachwirkung eines vorübergehenden Aufenthaltes in einer Lithiumlösung auf den Entwicklungsgang der Seeigeleier stellen kann, am Ende angelangt. Bevor wir jedoch zu einer anderen Reihe von Experimenten, die zur Lösung anderer Fragen angestellt wurden, übergehen, müssen wir im Folgenden nochmals auf eine Anzahl von Nebenresultaten zurückkommen, die im Vorhergehenden nur gestreift worden sind.

Hierher gehört vor Allem die Thatsache, dass die aus einer Lithiumlösung in reines Seewasser zurückgebrachten Larven in größerem oder geringerem Grade die Fähigkeit wiedererlangen, ein Kalkgerüst abzusondern, während bei den in der Lithiumcultur gebliebenen Larven die Kalkbildung mit seltenen Ausnahmen meist vollkommen unterdrückt wird. Der Grad der wiedererlangten Fähigkeit hängt von der Zeit ab, welche die Larven in der Lithiumlösung verbracht haben. Ist nämlich die Einwirkung des Lithiums verhältnismäßig kurz gewesen, so können die Kalknadelbildungszellen ihre Thätigkeit in reinem Seewasser wieder in normaler Weise aufnehmen; hat sie jedoch längere Zeit angehalten, so findet die Kalkabsonderung nur in beschränktem Grade statt (vgl. Taf. 10 Fig. 25 und 26) oder wird überhaupt nicht wieder erlangt (Taf. 9 Fig. 20).

In der größten Mehrzahl der Fälle wird das Kalkgerüst in dem Gastrulawandabschnitt der in reinem Seewasser entstandenen

Lithiumlarven in anomaler Weise angelegt (Fig. 23—29). Wenn jedoch die Einwirkung des Lithiums von kurzer Dauer ist und sich nur darin äußert, dass einige Exogastrulae entstehen, während die übrigen sich zu normalen Pluteis entwickeln, so legt es sich bisweilen vollkommen normal an und führt sogar zur Bildung der charakteristischen Fortsätze. Wir bekommen auf diese Weise Exogastrulae, deren Gastrulaabschnitt die Gestalt eines normalen Pluteus angenommen hat (Fig. 28).

Welcher Art die verschiedenen Anomalien des Kalkgerüstes sind, welche nach einem längeren Aufenthalt in der Lithiumlösung an den Larven auftreten, soll unten pag. 192 eingehender besprochen werden. Hier sei nur noch darauf hingewiesen, dass sich bei den in reinem Seewasser entstandenen Lithiumlarven bisweilen auch an die Wand des Urdarmabschnittes Kalknadelbildungszellen anlegen und zur Bildung eines oder auch mehrerer Dreistrahler führen (Fig. 25 und 26). — Ein zweites Nebenresultat wird durch die Thatsache repräsentirt, dass sich der Urdarmabschnitt der Lithiumlarven, welche in gewönlichem Seewasser groß geworden sind, durch eine Einschnürung in zwei Theile sondert, welche sich mehr oder weniger vollständig von einander abgliedern können (Fig. 22—26). Bei den in der Lithiumcultur gebliebenen Larven wird eine solche Zweitheilung zwar auch bisweilen beobachtet, dieselbe gehört aber nicht zu einem constanten Charakteristicum derselben, wie wir ja bereits im ersten Capitel sahen.

Das Wesentliche nun — worauf hinzuweisen der Zweck dieser Zeilen ist — besteht nicht in dem bloßen Vorkommen dieser Zweitheilung des Urdarmabschnittes in den Seewasserculturen der Lithiumlarven, sondern in dem Umstande, dass der Endabschnitt des entodermalen Theiles nach kurzem Aufenthalt der Larven in der Lithiumlösung der kleinere ist, dagegen immer mehr an Größe zunimmt, je später die Larven der Lithiumcultur entnommen werden. Hand in Hand mit der Größenzunahme des Endabschnittes geht eine stetige Reduction des an den Gastrulawandabschnitt angrenzenden Theiles, d. h. die Größenzunahme des ersteren erfolgt auf Kosten des letzteren. Eine Illustrirung vorstehender Thatsachen geben die Fig. 22—26 auf Taf. 9 u. 10. Während nämlich in Fig. 22 der Endabschnitt noch der kleinere ist, sind in Fig. 23 die beiden Theile einander gleich geworden, und in den Fig. 24—26 endlich ist der Endabschnitt weit größer und der an den Gastrulawandabschnitt angrenzende Theil auf eine kleine Blase reducirt.

Man muss sich hüten, den letzteren in solchen Fällen für das Verbindungsstück zu halten, ein Fehler, der bei der verschiedenen Art der Entstehung beider leicht zu vermeiden ist.

Das allmähliche Größerwerden des Endabschnittes und die eben so stetige Reduction des Anfangstheiles des Urdarmabschnittes erinnert sehr an die Verhältnisse, die sich bei der Bildung der beiden primären Blasen der Lithiumlarven beobachten lassen. Wir sahen nämlich hier mit der Zunahme der Wirkungsstärke des Lithiums ein allmähliches Größerwerden des Urdarmabschnittes und Hand in Hand damit eine successive Verkleinerung des Gastrulawandabschnittes einhergehen. Da wir nun diese Thatsache wenigstens theilweise durch den Nachweis erklären konnten, dass mit zunehmender Wirkungsstärke des Lithiums die Wachsthumszone, welche normalerweise nur einen kleinen runden Bezirk am vegetativen Pole der Blastula repräsentirt, immer mehr an Größe zunimmt und dass sich sodann die Einschnürung an der Grenze der beiden mit verschiedener Wachsthumsintensität begabten Zonen bildet, so wäre es vielleicht möglich, die verschiedene relative Größe der beiden secundären Theile des Urdarmabschnittes ebenfalls zum Theil durch eine Hand in Hand mit der Länge des Aufenthaltes in der Lithiummischung gehende Verschiebung der Grenze zwischen den beiden verschieden intensiven Wachsthumszonen nach dem Gastrulawandabschnitte hin zu erklären. Wie freilich im Speciellen diese verschiedene Wachsthumsintensität vertheilt ist, ob z. B. der Endtheil des Urdarmabschnittes stets eine intensivere Zellenvermehrung resp. ein intensiveres Wachsthum aufweist als der an den Gastrulawandabschnitt oder das Verbindungsstück angrenzende Theil, wäre noch genauer festzustellen. An der Grenze zwischen den beiden verschieden intensiven Wachsthumszonen würde — so denke ich mir die Sache — die Einschnürung erfolgen. Eine Stütze für diese Ansicht wird durch die in Fig. 17 u. 22 dargestellten Larven geliefert. Dieselben zeigen nämlich an der dichteren Lage ihrer Kerne am Ende ihres Urdarmabschnittes eine intensivere Zellenvermehrung, und an der Grenze der beiden verschieden intensiven Zellenvermehrungs- resp. Wachsthumszonen ist in der That die Einschnürung angedeutet. Wodurch aber letztere verursacht wird, dies ist zur Zeit für mich noch in eben solche Dunkelheit gehüllt wie die Ursache der Abgliederung der beiden primären Abschnitte der Lithiumlarven von einander. Dreyer (1) hat für die Gliederung gewisser Radiolariencolonien jene Kräfte verantwortlich gemacht, welche auch die Gliederung eines Flüssigkeitscylinders bewirken; ob man eine ähnliche

Betrachtungsweise vielleicht zur Erklärung der Abschnürung von Gastrulawand- und Urdarmabschnitt und der beiden secundären Theile des letzteren von einander mit Erfolg verwenden könnte, mag vorläufig dahingestellt bleiben.

Als 3. Nebenresultat muss ich eine Erscheinung anführen, die mir in Seewasserculturen von Lithiumlarven zu wiederholten Malen aufstieß und die mir ziemlich viel Kopfzerbrechen gemacht hat. In Lithiumculturen kann man hier und da sehen, dass zuerst in normaler Weise eine minimale Urdarmeinstülpung entsteht, darauf aber die typische Lithiumentwicklung eingeschlagen wird, ja dass es sogar vorkommt, dass der Ento-Urdarm bisweilen eine ziemliche Größe erreicht und dann trotzdem noch eine Vergrößerung der Wachsthumszone und eine Vorwölbung des Urmundfeldes mit eventueller blasiger Abgliederung eintritt. Das Lithium gewinnt in diesen Fällen also erst allmählich die Oberhand über den normalen Entwicklungsgang und vermag denselben schließlich doch noch mehr oder weniger abzuändern.

Höchst sonderbar ist es nun, dass man auch in gewöhnlichem Seewasser diese Erscheinungen an Larven, die eine gewisse Zeit in einer Lithiumlösung gewesen sind, bisweilen beobachtet. Auch hier kann nämlich das Urmundfeld nachträglich nach außen vorwachsen und durch Abgliederung zu einem kleinen blasigen Urdarmabschnitt führen, der an seinem Ende eine lange Einstülpung besitzt. In Fig. 21 ist eine ähnliche Larve abgebildet. Obgleich also in dem umgebenden Medium kein[1] Lithium mehr vorhanden ist, äußert sich doch seine Wirkung erst nachträglich — eine merkwürdige Thatsache! In Fig. 29 ist ein Pluteus abgebildet, welcher die Eigenthümlichkeit hat, dass sein Enddarm blasig aus dem After vorgestülpt ist. Derselbe stammt ebenfalls aus einer Seewassercultur von Lithiumlarven. Die Entstehung einer solchen Abnormität hat man sich so zu denken, dass zuerst eine normale Gastrula entstand, dass sich dann das Urmundfeld durch secundär aufgetretenes intensiveres Wachsthum etwas nach außen vorwölbte, dass die Gastrula aber trotzdem einen definitiven Mund und die Gestalt eines Pluteus bekam. In dem vorgestülpten Enddarm hat sich sogar eine kleine Kalknadel entwickelt, wie bei *kn* zu sehen ist.

[1] Die Worte »kein Lithium« sind in so fern ungenau, als mit den Lithiumlarven trotz aller Vorsicht doch geringe Spuren davon in das Seewasser gekommen sein können. Dieselben müssen jedoch so spärlich sein, dass an eine Beeinflussung der Entwicklung von ihrer Seite in keiner Weise zu denken ist.

Schließlich sei noch als 4. Nebenresultat die Thatsache constatirt, dass die Lithiumlarven von *Sphaerechinus granularis* in reinem Seewasser ihr actives Bewegungsvermögen in größerem oder geringerem Grade wieder erlangen.

3. Capitel.

Auf welchem Stadium müssen die Seeigeleier in die Lithiumlösung gebracht werden, damit der typische Lithiumentwicklungsgang noch eingeschlagen werden kann?

Wir hatten im vorigen Capitel gesehen, dass man erst dann erwarten darf, aus Blastulis, welche man aus einer Lithiumlösung in reines Seewasser überführt, Lithiumlarven zu züchten, wenn sie nach dem Verlassen der Eihülle noch eine gewisse Zeit in dem mit Lithium versetzten Seewasser verbracht haben. Die Lithiumentwicklung gestaltete sich um so typischer, je länger diese Zeitdauer währte. Hiernach könnte man vielleicht nun glauben, dass es zur Züchtung von Lithiumlarven vollkommen gleichgültig sei, ob man die Eier gleich nach der Befruchtung oder erst auf dem Blastulastadium in die Lithiumlösung bringt. Die Versuche, welche ich zur Entscheidung dieser wichtigen Frage angestellt habe, werden uns jedoch eines Anderen belehren. Ich will aus der großen Zahl von Experimenten, die ich angestellt habe, eine geeignete Versuchsreihe herausgreifen, um an ihr die erlangten Resultate zu erläutern.

Am 13. November 1892 Morgens $9^3/_4$ Uhr brachte ich Blastulae, welche eben im Begriff standen, die Eihaut zu verlassen, in folgende Mischungen[1]:

1) in 965 ccm Seewasser + 35 ccm 3,7%ige LiCl-Lösung
2) - 970 - - + 30 - - - - -
3) - 980 - - + 20 - - - - -
4) - 985 - - + 15 - - - - -

Das genaue Verfolgen des Entwicklungsganges dieser 4 Culturen ergab Folgendes: In Nr. 1 entwickelte sich keine Larve über das Blastulastadium hinaus; nur einzelne zeigten am vegetativen Pole eine minimale compacte zapfenförmige Vorragung, die man eventuell als Andeutung einer Exogastrulation auffassen konnte. In Nr. 2 war die kleine Hervorragung häufiger vorhanden, aber auch hier kam es

[1] Die Temperatur betrug in den Culturgefäßen ca. 20° C.

nicht zur Weiterentwicklung; die Larven blieben einige Tage Blastulae und starben dann allmählich ab, indem sie trüb und undurchsichtig wurden, zusammenschrumpften und sich schließlich auflösten. In Nr. 3 wurden die meisten Larven zu Entogastrulis, welche zwar Wimperring und Mundfeld aber keinen definitiven Mund bekamen. Die Minderzahl hatte einen schmalen Exo-Urdarm erhalten, welcher durch das Nachaußenwachsen der Urdarmbildungszone entstanden war (Taf. 10 Fig. 31). Was die letzte Cultur endlich anlangt, so entwickelten sich in ihr sämmtliche Blastulae zu Entodarmlarven, welche Wimperring und Mundfeld erhielten, ja deren Darm eine Gliederung in Vorder-, Mittel- und Enddarm aufweisen konnte, deren definitiver Mund jedoch mit ganz seltenen Ausnahmen nicht zum Durchbruch gelangte. Kalknadeln wurden nur hier und da gebildet und auch in diesen Fällen blieben sie vollkommen rudimentär.

Zum Vergleich mit vorstehenden 4 Versuchen hatten wir bereits am 12. November Nachmittags $5^1/_2$ Uhr 4 Culturen mit Mischungen von denselben Concentrationen, aber mit noch ungefurchten Eiern von demselben Material angesetzt. Ihre Entwicklung verlief folgendermaßen: In der stärksten Concentration, d. h. derjenigen, welche in 100 Theilen Flüssigkeit 3,5 Theile LiCl-Lösung enthielt, entwickelte sich keine Larve über das Blastulastadium hinaus. Nur einige streckten sich etwas in die Länge und schienen also den Lithiumgang einschlagen zu wollen; zu einer Weiterentwicklung kam es jedoch auch hier nicht. Auch in der 2. Cultur mit 3 Procent Lithiumlösung kamen zwar viele nicht über das Blastulastadium hinaus, aber es war die Zahl jener Larven nicht unbedeutend, welche sich in der Art und Weise der Lithiumlarven weiter zu entwickeln begannen. Der Gastrulawandabschnitt war bei den letzteren entweder als ganz kleiner Knopf vorhanden oder er war überhaupt nicht mehr gebildet worden, d. h. es hatte sich in diesen Fällen die Entodermbildungszone über die ganze Oberfläche der Blastula ausgedehnt. Im 3. Versuchsgefäß, welches auf 98 Theile Seewasser 2 Theile LiCl-Lösung enthielt, schlugen sämmtliche Larven den typischen Lithiumgang ein, indem sie sich in die Länge streckten und durch Einschnürung die beiden primären Abschnitte der Lithiumlarve bildeten. Der Gastrulawandabschnitt war bisweilen bedeutend kleiner als der Urdarmabschnitt. Selbst in der Cultur von der schwächsten Concentration entwickelten sich noch sämmtliche Larven nach dem Lithiummodus, wenn schon nicht in der typischen Weise wie in der vorhergehenden Cultur. Bei den einen wuchs nämlich der Urdarm in normaler Größe und

Breite einfach nach außen, bei anderen dehnte sich die Wachsthumszone weiter aus und die Larven zeigten in Folge dessen Anfangs Birnen- resp. Luftballonform, und bei den dritten bildete sich Anfangs eine Einstülpung und erst sekundär erfolgte eine Vergrößerung der Wachsthumszone.

Aus einem Vergleich der beiden vorstehenden Versuchsreihen geht nun ohne Weiteres hervor, dass es absolut nicht gleichgültig ist, ob man ungefurchte Eier oder ausgebildete Blastulae in die Lithiumlösung bringt, wenn man Lithiumlarven züchten will. Denn während sich sogar in der schwächsten Lösung, die nur $1^1/_2$ Theile LiCl-Lösung enthielt, die ungefurchten Eier zu Lithiumlarven entwickelten, wurden die Blastulae, welche in eine Mischung von gleichem Lithiumgehalt gebracht wurden, ohne Ausnahme zu den Entogastrulis, die sogar vereinzelt den definitiven Mund bekamen. Auch die beiden Culturen mit 2 Theilen LiCl-Lösung in 100 Theilen Flüssigkeit unterscheiden sich ganz augenfällig von einander. Während nämlich die ungefurchten Eier den typischen Entwicklungsgang der Lithiumlarven einschlugen, entstanden aus den Blastulis zwar auch einige Exogastrulae, aber die Mehrzahl erhielt einen normalen Urdarm. Ferner ersehen wir aus den Versuchen, die mit 3 und 3,5 Procent LiCl-Lösung angestellt wurden, dass auch ein höherer Lithiumgehalt des umgebenden Mediums nicht im Stande ist, Blastulae zur typischen Lithiumentwicklung zu veranlassen.

Vergleichen wir nun schließlich noch die mit Blastulis angestellten Lithiumculturen mit den Controllculturen in reinem Seewasser, so kommen wir noch zu folgenden 3 Nebenresultaten: 1) wird die active Bewegung der Larven ganz oder nahezu aufgehoben, wie dies ja für alle Lithiumculturen von *Sphaerechinus* charakteristisch ist; 2) wird eben so wie in den typischen Lithiumculturen die Kalknadelbildung gänzlich oder theilweise unterdrückt. Der Grad der Unterdrückung hängt von der Menge des zum Meerwasser zugesetzten Lithiums ab. Während so z. B. die Entogastrulae aus der Cultur, die 2 Theile LiCl-Lösung auf 98 Theile Seewasser enthielt, in keinem Falle Kalknadeln absonderten, wurden in der schwächeren Mischung, welche nur 1,5 Procent Lithiumlösung aufwies, hier und da rudimentäre Kalknädelchen beobachtet. Endlich wurde als 3. Nebenresultat selbst bei geringem Lithiumgehalt eine derartige Verzögerung in der Entwicklung constatirt, dass sie schließlich überhaupt vollkommen stehen blieb; gelangten doch mit sehr seltenen Ausnahmen die Entodarmlarven nie über das Gastrulastadium hinaus, obgleich

sich der Wimperring angelegt haben konnte und bisweilen sogar eine Gliederung des Urdarmes in Vorder-, Mittel- und Enddarm zu beobachten war.

Wir hatten zu den oben mitgetheilten Experimenten Blastulae verwandt, welche im Begriff standen, der Eihülle zu entschlüpfen, und ein Alter von 16 Stunden besaßen. Es fragt sich nun, wie sich ältere Blastulae, welche die Eihaut bereits seit einiger Zeit verlassen haben, verhalten werden, wenn man sie in eine Mischung von Seewasser und Lithiumlösung bringt. Hierüber giebt folgende Versuchsreihe Aufschluss. Ich brachte am 13. November 1892 Nachmittags $5^1/_2$ Uhr aus der Controlle für die erste Versuchsreihe freischwimmende Blastulae, welche bereits einen verdickten vegetativen Pol aufwiesen und 24 Stunden alt waren, in folgende Mischungen:

1) in 965 ccm Seewasser + 35 ccm 3,7%ige LiCl-Lösung
2) - 970 - - + 30 - - - - -
3) - 980 - - + 20 - - - - -
4) - 985 - - + 15 - - - - -

Da auch die Temperatur in den Versuchsgläsern dieselbe war wie in denen der ersten Reihe von Experimenten, so befanden sich beide Serien unter vollkommen gleichen Bedingungen. Die Ergebnisse der einzelnen Culturen waren folgende:

In der 1. Cultur blieben einzelne Larven auf dem Blastulastadium stehen, wurden trüb und starben ab, die meisten jedoch erhielten einen Ento-Urdarm, der eine mehr oder weniger vollständige Ausbildung erreichte. Aber auch diese letzte Kategorie entwickelte sich nicht weiter; der Urdarm löste sich vielmehr bald wieder auf, und die Larven selbst starben ab. In Nr. 2 wurden alle Larven Entogastrulae, aber es kam auch hier keine von ihnen über das ausgebildete Gastrulastadium hinaus, alle starben unter Degenerationserscheinungen allmählich ab. In Nr. 3 gingen ebenfalls aus allen Blastulis Entogastrulae hervor, von denen sogar einige den definitiven Mund und den Wimperring erhielten. Im Gegensatz zu Cultur 1 und 2 waren hier sogar bisweilen kleine Kalknädelchen zu sehen. In der letzten Cultur endlich bekamen die meisten Entogastrulae Wimperring und definitiven Mund, erreichten also Pluteusorganisation. Die Form der Larven blieb jedoch gedrungen, suppentellerartig, da das Kalkgerüst zwar überall vorhanden, aber vollkommen rudimentär geblieben war.

Ein Vergleich der Ergebnisse dieser neuen Versuchsreihe mit denen der ersten, welche oben pag. 169 ff. besprochen wurde, lehrt

uns, dass Blastulae, welche man in eine Mischung von Seewasser und Lithiumlösung bringt, um so weniger die Neigung haben, den Lithiumgang einzuschlagen, je älter sie sind. Denn während in der ersten Versuchsreihe wenigstens einige Larven bei Zusatz von 2 Theilen Lithiumlösung zu 98 Theilen Seewasser einen Exo-Urdarm bekamen, so entwickelten sich in dieser Versuchsreihe selbst die Blastulae in der Mischung mit dem höchsten Lithiumgehalt zu Entogastrulis, die freilich über das Gastrulastadium nicht hinauskamen. Von einer morphologischen Wirkung des Lithiums war also in der neuen Versuchsreihe nicht die Spur zu entdecken; aber auch in anderer Hinsicht war der Einfluss des Lithiums weit geringer als in den ersten Culturen. Denn während dort in den zwei Mischungen mit hohem Lithiumgehalt überhaupt keine Weiterentwicklung eintrat, und während die Entogastrulae der beiden anderen Culturen mit sehr seltenen Ausnahmen überhaupt keinen definitiven Mund bekamen, erreichten in der schwächsten Lösung der neuen Serie die meisten die Organisation eines Pluteus — wenn sie auch der Form eines solchen entbehrten —, ja sogar in der Cultur mit 2 Procent Lithiumlösung erhielten einige Larven einen definitiven Mund, und selbst in den zwei Culturen mit dem hohen Lithiumgehalt entstanden normale Entogastrulae. Ein anderer deutlicher Unterschied ist auch in der Kalkbildung vorhanden. Denn während in der ersten Serie nur einige Larven der Cultur mit dem geringsten Lithiumgehalt rudimentäre Kalknadeln anlegten, entwickelten sich solche in der neuen Versuchsreihe bei allen Larven der entsprechenden Cultur, ja sie waren sogar bei einigen Entogastrulis in der zweitschwächsten Concentration zu beobachten. Aus allen diesen Thatsachen geht hervor, dass der Einfluss des Lithiums auf die Entwicklung und die Kalkbildung mit zunehmendem Alter der Blastulae abnimmt. Vorhanden ist er aber trotzdem noch und er äußert sich wie gewöhnlich — wenn auch in schwächerem Grade — in der Aufhebung der activen Bewegung, in der Alterirung der Kalkabsonderungsvorgänge und in der Verzögerung der Entwicklung, die schließlich ganz stehen bleibt.

Wir gehen jetzt einen Schritt in unseren Untersuchungen weiter und stellen die Frage auf, ob sich ein bestimmter Zeitpunkt angeben lässt, von dem ab sich an Blastulis, die in Seewasser mit Lithium gebracht werden, überhaupt keine Spur einer morphologischen Wirkung des Lithiums mehr zu erkennen giebt. Die Antwort, welche ich nach meinen Erfahrungen hierauf geben muss, lautet, dass auf

Blastulae, welche einige Zeit nach dem Verlassen der Eihülle in eine Lithiumlösung gebracht werden, das Lithium im Allgemeinen nicht mehr morphologisch verändernd einwirken kann, dass sich aber eine genaue Angabe über die Länge der Zeit, welche seit dem Ausschlüpfen aus der Eihülle verstrichen sein muss, nicht machen lässt, da letztere — gleiche Temperatur vorausgesetzt — sehr von dem specifischen Reactionsvermögen des verwendeten Eimaterials abhängig ist. Eine Abweichung von dem gewöhnlichen Verhalten zeigte so z. B. ein Versuch, der mit 18 Stunden alten Blastulis angestellt worden war. Dieselben waren am 9. November 1892 10 Uhr Morgens in eine Mischung gebracht worden, die aus 2 Theilen Lithiumlösung und 98 Theilen Seewasser bestand und eine Temperatur von ca. 20° C. besaß. Das Ergebnis des Versuches war, dass $^2/_3$ der Blastulae zu Exogastrulis und nur $^1/_3$ zu Entodarmlarven wurde, die vereinzelt den definitiven Mund erhielten. Da die zu dem Experiment verwandten Larven seit 3—4 Stunden die Eihülle verlassen haben mochten, so muss ich nach meinen sonstigen Erfahrungen dieses Resultat als ein außergewöhnliches bezeichnen. Es sei jedoch noch besonders darauf aufmerksam gemacht, dass sich in diesem Falle die morphologische Wirkung des Lithiums nur von einer Seite zeigte, indem sie eine bloße Exogastrulation, aber keine Vergrößerung der Wachsthumszone zur Folge hatte.

Wir hatten bis jetzt nur Blastulae, die entweder im Begriff standen, der Eihaut zu entschlüpfen, oder sie bereits seit einiger Zeit verlassen hatten, zu unseren Versuchen verwendet. Wie steht es nun aber, wenn man Gastrulae in Seewasser mit Lithium bringt? Ist die veränderte chemische Zusammensetzung des umgebenden Mediums im Stande, an ihnen irgend welche morphologische Veränderungen hervorzurufen? Ich habe eine Anzahl Versuche zur Lösung dieser Frage angestellt, obgleich das Resultat nach den Ergebnissen an ausgeschlüpften Blastulis vorhergesagt werden konnte. Die Experimente, welche mit verschiedenen Concentrationen angestellt wurden, zeigten mir sodann in der That, dass das Lithium — selbst bei starker Dosis — keinerlei morphologische Veränderungen hervorzubringen, sondern nur die Entwicklung zu hemmen, die Kalknadelbildung zu alteriren und die active Bewegung der Larven aufzuheben vermag. Die Larven starben alle früher oder später ab, ohne dass es eine einzige zu einem Pluteus gebracht hatte.

Nach Feststellung dieser Thatsache war es ohne Weiteres zu

erwarten, dass sich Plutei, die in eine Lithiumlösung übergeführt werden, ebenfalls nicht verändern. Der Vollständigkeit halber wurde jedoch auch dieser Punkt durch das Experiment geprüft, und dieses bestätigte das erwartete Resultat.

Nachdem wir im Vorstehenden gesehen haben, dass sich die Entwicklung der Seeigellarven vom Stadium der ausgebildeten und der Eihülle entschlüpften Blastula an durch Zusatz von Lithium zum Meerwasser nicht mehr in andere Bahnen lenken lässt, fragt es sich nun, auf welchem Stadium man die Eier in die Lithiummischung bringen muss, damit sie sich noch zu typischen Lithiumlarven entwickeln können. Wir erhalten hierüber durch folgende Versuchsreihe Aufschluss:

Ich brachte am 12. März 1893 in eine Mischung, welche in 100 Theilen 2,5 Theile LiCl-Lösung enthielt,

1) um $10^1/_2$ Uhr Morgens ungefurchte Eier von *Sphaerechinus*.
2) - $2^1/_4$ - Nachmittags Eier, die sich in 4 Zellen getheilt hatten.
3) - $4^3/_4$ - Nachmittags Eier, die in 16 oder einige mehr (bis zu 32) Furchungszellen zerfallen waren.
4) - $8^1/_4$ - Abends Eier, die 64 Furchungszellen oder einige mehr aufwiesen und
5) am 13. März um 9 Uhr Morgens Blastulae, die bereits die Eihülle verlassen hatten. Die Temperatur in den Versuchsgläsern betrug ca. 16° C. Das Weiterverfolgen des Entwicklungsganges dieser 5 Culturen führte zu folgenden Ergebnissen.

Die 2 ersten Culturen schlugen den typischen Lithumentwicklungsgang ein und unterschieden sich in keiner Weise von einander. Die beiden primären Abschnitte der Lithiumlarven waren in beiden von sehr verschiedener Größe. Der ektodermale Gastrulawandabschnitt konnte fast von normaler Größe oder auch auf einen kleinen Knopf reducirt sein. In der 3. Cultur entwickelten sich ebenfalls noch sämmtliche Larven nach dem Lithiummodus, aber es kam nur selten zu einer Abgliederung der beiden primären Abschnitte von einander. In der 4. Cultur war gegen die vorhergehenden ein deutlicher Unterschied zu constatiren. Es entstanden zwar in ihr noch keine Entogastrulae, aber es kam auch nicht zur Ausbildung von typischen Lithiumlarven, sondern nur von Exogastrulis mit schmalem Urdarmabschnitt. War letzterer einmal etwas breiter angelegt, so blieb er stets kurz, wie dies in Fig. 30 auf Taf. 10 zu sehen ist. Was endlich die 5. Cultur anlangt, so wurde die eine Hälfte der Larven

zu Entogastrulis, die zwar einen Wimperring, aber keinen definitiven Mund erhielten, während die übrigen Exogastrulae oder Larven wurden, wie sie die bereits erwähnte Fig. 31 zur Anschauung bringt.

Gestützt auf vorstehende Resultate könnten wir nunmehr auf die obige Frage die Antwort geben, dass man die Eier von *Sphaerechinus*, falls man aus ihnen typische Lithiumlarven züchten will, in die Mischung von Seewasser und Lithium bringen muss, bevor sie sich in 64 Furchungszellen getheilt haben; aber es fragt sich, ob diese Antwort allgemein bindende Kraft besitzt oder ob sie nur im Großen und Ganzen Gültigkeit beanspruchen kann. Durch die weiteren Versuche, die ich in dieser Richtung angestellt habe, hat sich das Letztere herausgestellt. Das Stadium, von dem ab die typische Lithiumentwicklung nicht mehr zur Geltung kommen kann, ist also nicht genau zu bestimmen, sondern ist abhängig von dem specifischen Reactionsvermögen der Eier. Bei *Sphaerechinus granularis* sind die Schwankungen meist nicht sehr bedeutend; wird jedoch zu den Versuchen *Echinus microtuberculatus* verwendet, so können sie eine merkwürdige Größe erreichen. So machte sich z. B. in einer Versuchsreihe vom 7. Februar 1893 bereits auf dem Achtzellenstadium ein deutlicher Unterschied bemerkbar. Während sich nämlich die Eier, welche auf dem Stadium von 4 Furchungszellen in die Mischung gebracht worden waren, sämmtlich zu Lithiumlarven entwickelten, und zwar in derselben Weise, wie wenn sie gleich von Anfang an in der Lösung gewesen wären, schlugen diejenigen der nächsten Cultur, in welche Stadien von 8 Furchungszellen gebracht worden waren, nur zum kleineren Theil den typischen Lithiumgang ein. Ein anderer Theil bekam einen kurzen, blasig abgegliederten Urdarmabschnitt, an dessen Ende sich eine mehr oder weniger tiefe Einstülpung befand, und die dritten endlich wurden zu Entogastrulis, welche sich jedoch nicht über das Gastrulastadium hinaus entwickelten und eine in animal-vegetativer Polrichtung zusammengedrückte Gestalt besaßen. In den Culturen, welche mit immer späteren Furchungsstadien angesetzt worden waren, wurde die morphologische Wirkung des Lithiums immer schwächer, und Hand in Hand damit nahm die Zahl der Entogastrulae immer mehr zu. In dem Versuchsgefäß, in welches in circa 100 Zellen getheilte Eier gebracht worden waren, waren fast alle Larven zu Entogastrulis geworden, und nur sehr selten bekam man eine Lithiumlarve zu Gesicht, die dann aber nicht einmal typisch war und kein Verbindungsstück besaß.

In einer 2. Versuchsreihe machte sich ein Unterschied auf dem

Stadium von 16 Furchungszellen, in einer 3. auf dem von 32 bemerkbar, und in einer 4. trat eine Differenz erst in der Cultur deutlich hervor, in welche in 64 Zellen getheilte Eier gebracht worden waren. Es sei hierzu noch bemerkt, dass sich die Differenz nicht gerade in dem Auftreten von einigen Entogastrulis zu äußern braucht, sondern dass die erste Stufe der Abnahme des morphologischen Einflusses des Lithiums darin besteht, dass der Urdarmabschnitt nicht mehr dieselbe Größe wie in den ersten Culturen erlangt. Er sitzt dann meist dem großen ektodermalen Theil als eine kleine Blase an, welche an ihrem freien Ende häufig eine Einstülpung von verschiedener Tiefe aufweist.

Die Folgerung, welche sich hieraus ergiebt, ist die, dass sich die morphologische Wirkung des Lithiums an befruchteten Seeigeleiern um so weniger geltend machen kann, je weiter sie bereits in der normalen Entwicklung gekommen sind. In praktischer Hinsicht lernen wir daraus, dass wir zur Züchtung von typischen Lithiumlarven nur solche Eier mit Erfolg verwenden können, welche entweder eben befruchtet worden sind oder sich erst in wenige Furchungszellen zerklüftet haben.

Die oben aufgedeckte Thatsache, dass der morphologische Einfluss des Lithiums auf den Entwicklungsgang der Seeigeleier um so geringfügiger wird, auf je späteren Stadien letztere in die Mischung gebracht werden, könnte nun vielleicht die Meinung aufkommen lassen, dass die Züchtung von Lithiumlarven auch gelingen könne, wenn man Eier, die überhaupt noch nicht den normalen Entwicklungsgang eingeschlagen haben, also unbefruchtete, eine Zeit lang in eine Mischung von Seewasser und Lithiumlösung einlegte und sie dann in gewöhnlichem Seewasser befruchtete. Das Lithium würde dann eventuell — so könnte man vermuthen — bereits in den unbefruchteten Eiern jene Veränderungen hervorrufen, welche den Lithiumgang zur Folge haben. Die Experimente, welche ich zur Lösung dieser Frage angestellt habe, haben jedoch zu einem durchaus negativen Resultat geführt. Ich habe sowohl Eier von *Sphaerechinus granularis* wie von *Echinus microtuberculatus* 5½ Stunden, 16 und 31½ Stunden in zwei verschiedenen Mischungen liegen lassen, von denen die eine aus 288 ccm Seewasser und 12 ccm 3,7%iger LiCl-Lösung bestand, während zu 100 ccm Seewasser der zweiten 0,2 g LiCl als Salz zugesetzt worden war[1]. In den Culturen,

[1] Diese Mischungen enthielten also bedeutend mehr Lithium als jene, welche

deren Eier nach $5^1/_2$ und 16 Stunden der Lithiummischung entnommen und befruchtet worden waren, entstanden durchweg ungefähr normale Plutei. Ja selbst aus jenen Eiern, welche $31^1/_2$ Stunden[1] in dem Seewasser mit Lithium geblieben waren, — der Versuch wurde mit Eiern von *Sphaerechinus* angestellt — entwickelten sich noch einige wenige Plutei; die meisten waren allerdings vorher abgestorben oder hatten sich überhaupt nicht zu entwickeln begonnen. Erwähnt sei noch, dass zu jedem Versuche eine Controllcultur angesetzt wurde, deren Eier eben so lange in reinem Seewasser liegen geblieben waren. Ein Unterschied zwischen den Controll- und Versuchsculturen wurde nicht constatirt.

Obgleich dieses Resultat — wie bereits gesagt — nur ein negatives ist, so ergiebt sich doch daraus ein wichtiger Schluss: Das Lithium vermag nur an befruchteten Seeigeleiern jene Veränderungen hervorzurufen, welche das Einschlagen eines anderen Entwicklungsganges zur Folge haben.

4. Capitel.

Zusammenfassung der hauptsächlichen Resultate von Capitel 2 und 3, die Schlüsse daraus und Versuch zu einer Erklärung der betreffenden Erscheinungen.

Wir wollen uns nunmehr dazu wenden, aus den in Capitel 2 und 3 gewonnenen Thatsachen, die sich ohne Weiteres ergebenden Schlüsse zu ziehen. Es ist hierzu nöthig, zunächst noch einmal kurz die hauptsächlichsten Resultate zusammenzufassen.

Das wichtigste von diesen besteht meiner Ansicht nach in der Thatsache, dass sich Blastulae, welche nach dem Verlassen der Eihülle noch eine gewisse Zeit — z. B. etwa 15—20 Stunden, eine Temperatur von 14—15° C. vorausgesetzt — in Meerwasser mit Lithium geblieben sind und dann in reines

---

ich gewöhnlich zur Züchtung von Lithiumlarven verwendet habe. Letztere besteht nämlich aus 97,5 Theilen Seewasser und 2,5 Theilen 3,7%ige LiCl-Lösung und enthält demnach nur 0,0925 g LiCl in 100 Theilen Flüssigkeit.

[1] Nebenbei sei bemerkt, dass jene Eier, welche lange in einer Lithiummischung oder in reinem Seewasser vor der Befruchtung liegen geblieben sind, keine Dotterhaut mehr abheben. Außerdem ist die Furchung dieser Eier in so fern merkwürdig, als ich bisweilen Bilder erhielt, die sehr an die Furchungsbilder unter Druck (Driesch 3) erinnerten.

Seewasser übergeführt werden, den typischen Entwicklungsgang der Lithiumlarven einschlagen.

Werden die Eier jedoch bereits auf einem späten Furchungsstadium oder gleich nach der Bildung der Blastula in die alten Bedingungen zurückgebracht, so entwickeln sie sich im Allgemeinen normal, wenn auch eventuell etwas langsamer als die Controllarven[1].

Nach Aufdeckung dieser beiden Thatsachen konnte man vermuthen, dass es zur Züchtung von Lithiumlarven vollständig gleichgültig sei, ob man unbefruchtete Eier oder bereits ausgebildete und der Eihaut entschlüpfte Blastulae in die Lithiummischung bringt. Die Versuche im 3. Capitel haben jedoch das Gegentheil davon ergeben. Ausgeschlüpfte Blastulae werden in Meerwasser mit Lithium nicht mehr zu typischen Lithiumlarven, sie werden in ihrer Entwicklung verzögert und überhaupt geschädigt. Ja selbst Eier, welche auf späten Furchungsstadien oder als junge Blastulae noch in der Eihülle in die Lithiummischung gebracht werden, machen den Lithiumgang nicht mehr durch. Sie können wohl einen Ansatz dazu machen, bringen es aber nie zu ausgebildeten Larven, sondern erreichen höchstens Stadien, wie sie Taf. 10 Fig. 30 und 31 dargestellt sind. Dieser Befund ist um so eigenartiger, als er in Widerspruch zu der in Capitel 2 aufgedeckten Thatsache zu stehen scheint, dass sich späte Furchungsstadien oder soeben gebildete, noch in der Eihülle befindliche Blastulae zu gewöhnlichen Pluteis entwickeln, wenn man sie aus der Lithiummischung in reines Seewasser zurückbringt. Man sollte nämlich danach erwarten, dass man aus bereits abgefurchten Eiern eben so gut Lithiumlarven ziehen könnte, wie aus noch ungetheilten.

Der morphologische Einfluss des Lithiums auf die Gestaltung der Larven nimmt also ab, je weiter die Entwicklung bereits in normaler Weise vorgeschritten ist, und man erhält in Folge dessen mit Sicherheit nur dann typische Lithiumlarven, wenn man das Agens auf das

[1] In diesem Satze dürfen die Worte: »im Allgemeinen« nicht übersehen werden, denn es ist auch möglich, dass sich die morphologische Wirkung des Lithiums wenigstens an einigen Larven auch dann bereits zeigt, wenn späte Furchungsstadien oder Blastulae, die sich noch in der Eihülle befinden, aus der Lithiummischung in gewöhnliches Seewasser gebracht werden (vgl. p. 161).

ungefurchte oder erst in wenige Zellen getheilte Ei einwirken lässt.

Diese Thatsache steht im Einklange mit einigen Angaben, welche Weismann in seinem »Keimplasma« macht. Derselbe beobachtete nämlich zu wiederholten Malen, »dass bei saisondimorphen Arten, z. B. bei *Vanessa prorsa-levana* der umstimmende Einfluss der Wärme oder Kälte nur dann eintritt, wenn er im Beginn der Puppenperiode einwirkt. Winterpuppen von *Vanessa levana* lassen sich niemals mehr in die Prorsaform umwandeln, wenn sie erst einen Monat nach der Verpuppung hoher Temperatur ausgesetzt werden« (l. c. pag. 527).

Eben so gelingt die künstliche Umstimmung der Flügelfarbe bei *Polyommatus phlaeas* nicht mehr, »wenn man die verändernde Temperatur erst in dem Zeitpunkt einwirken lässt, in welchem die Flügelschuppen sich färben« (l. c. pag. 531).

Ferner stimmt mit unserem Resultate, dass das Lithium von einem gewissen Zeitpunkt an die Gestaltung der Seeigellarven nicht mehr zu beeinflussen vermag, auch die bekannte Thatsache überein, dass die Galleninsecten nur junge Pflanzentheile zur Erzeugung von Gallenwucherungen veranlassen können. Einem merkwürdigen Instincte folgend legen in Folge dessen bekanntlich die Gallwespen ihre Eier in die Knospen ab; würden sie ausgebildete Blätter anstechen, so bliebe der von ihrem Giftblasensekret ausgeübte Reiz vollkommen ohne morphologische Wirkung.

Wir wollen nunmehr dazu übergehen, aus den kurz recapitulirten Hauptresultaten von Capitel 2 und 3 die sich ohne Weiteres ergebenden Schlüsse zu ziehen. Betrachten wir zu diesem Zwecke das erste Hauptresultat von Capitel 2 für sich allein, so müsste man aus demselben folgern, dass die inneren Veränderungen, welche die typische Lithiumentwicklung zur Folge haben, erst auf dem Blastulastadium durch das Lithium hervorgerufen werden.

Nun sahen wir aber in Capitel 3, dass sich aus ausgebildeten Blastulis keine Lithiumlarven züchten lassen, ja dass es sogar nicht einmal gleichgültig für den Gang der Entwicklung ist, ob die Eier ungefurcht oder auf späten Furchungsstadien in die Lithiummischung gebracht werden. Wir müssen in Folge dessen den obigen Schluss dahin präcisiren, dass zwar die Veränderungen hauptsächlich erst an der Blastula hervorgerufen werden, aber bereits auf früheren Stadien vorbereitet worden sein müssen. Ist Letzteres nicht der Fall gewesen, so vermag das Lithium jene

Veränderungen, welche den Lithiumentwicklungsgang zur Folge haben, an den Blastulis nicht oder nur vereinzelt und dann in geringem Maße hervorzurufen.

Ich habe mit Absicht bis jetzt nur von inneren Veränderungen gesprochen, um nichts Hypothetisches in die Darstellung hineinzubringen. Indem wir nunmehr den Versuch machen wollen, die Ursachen dieser Veränderungen aufzudecken, gehen wir zu dem dritten Punkt der Aufgabe über, welche wir uns in diesem Capitel gestellt hatten.

In meiner 1. Arbeit neigte ich der Ansicht zu, dass die Epithelzellen der Echinidenlarven im Gegensatz zu den Kalium- und Natriumsalzen vielleicht vollkommen impermeabel für die Salze des Lithiums seien. Ich wurde zu dieser Vermuthung durch den Glauben geführt, »dass die Seeigellarven den Salzen des umgebenden Mediums gegenüber ein gewisses Auswahlvermögen geltend machen und nur solche Stoffe aus dem Meerwasser aufnehmen, welche für ihre Entwicklung nothwendig sind« (l. c. pag. 505). Durch meine diesjährigen Versuche bin ich jedoch zu der Überzeugung gekommen, dass es mit dem betreffenden Auswahlvermögen doch nicht so weit her ist, wie ich Anfangs glaubte. Jene Thatsache, dass sich die morphologische Wirkung des Lithiums auch dann noch zeigt, wenn die ausgebildeten Blastulae der Lithiummischung nach einer gewissen Zeit entnommen und in die alten Bedingungen zurückversetzt werden, scheint mir nämlich darauf hinzuweisen, dass die Zellen der Echinidenlarven die Salze des betreffenden Metalles aufnehmen. Eben so deutet meiner Ansicht nach die Beobachtung darauf hin, nach welcher Larven, welche nur verhältnismäßig kurze Zeit in der Lithiummischung geblieben sind, zwar den normalen Entwicklungsgang einschlagen, aber darin etwas verzögert werden. Absolut bindende Beweise für die Fähigkeit der Echinidenlarven, Lithiumsalze aufzunehmen und zurückzuhalten, sind freilich diese beiden Arten der Nachwirkung eines vorübergehenden Aufenthaltes in einer Lithiummischung nicht, aber sie erfahren durch die betreffende Annahme eine sehr einfache Erklärung. Das umgestaltende Agens wäre also danach auch dann noch in größerem oder geringerem Maße in den Larven vorhanden, wenn sie in reines Seewasser zurückgebracht werden, und das dunkle Wort Nachwirkung wäre somit in unserem Falle seines mysteriösen Charakters entkleidet worden.

Die große Wahrscheinlichkeit der Aufnahme und Zurückhaltung des Lithiums durch die Seeigellarven könnte nun vielleicht den Ge-

danken aufkommen lassen, dass Blastulae, welche noch in der Eihülle der Lithiummischung entnommen und in reines Seewasser übergeführt werden, desshalb nicht den Entwicklungsgang der Lithiumlarven einschlagen, weil vielleicht die Eihaut für Lithium undurchgängig ist. Dadurch würde sich zwar erklären lassen, wesshalb die Larven als freie ausgebildete Blastulae erst einige Zeit lang in der Lithiummischung bleiben müssen, bevor sie sich — in gewöhnliches Seewasser zurückgebracht — zu typischen Lithiumlarven entwickeln können; aber bei genauerem Zusehen erweist sich diese Vermuthung gleich von vorn herein als unhaltbar, weil man bisweilen bereits einige Exogastrulae aus Blastulis, die sich noch in der Eihülle befinden, oder gar aus vorgeschrittenen Furchungsstadien züchten kann. Mir scheint es nach dieser Thatsache sicher zu sein, dass die Eihülle für Lithium durchlässig ist. Natürlich bleibt aber immer noch die Möglichkeit offen, dass die Dotterhaut den Durchtritt zwar gestattet, aber in sehr geringem Grade. Die Folge hiervon würde sein, dass wir dann bereits aus Furchungsstadien in reinem Seewasser Lithiumlarven müssten züchten können, wenn wir die Eier nach der Befruchtung durch Schütteln ihrer Membran beraubten und dann in die Lithiumlösung brächten.

Um diese Frage zu entscheiden, habe ich eine Anzahl Parallelversuche sowohl mit Eiern von *Sphaerechinus granularis* wie mit solchen von *Echinus microtuberculatus* angestellt. So brachte ich z. B. am 8. März 1893 Morgens 10 Uhr in eine Lithiummischung, welche auf 97,5 Theile Seewasser 2,5 Theile 3%ige LiCl-Lösung enthielt, Eier mit Membran und solche, die derselben durch Schütteln beraubt worden waren. Um 8 Uhr 20 Abends waren die Eier in beiden Versuchsgläsern abgefurcht und in der Bildung der Blastula begriffen. Ich brachte jetzt aus beiden eine Portion in reines Seewasser. Die weitere Entwicklung beider Culturen war ganz dieselbe; alle Larven erhielten einen Ento-Urdarm, und auch in jenem Gefäß, in welches die abgefurchten Eier ohne Membran gebracht worden waren, war nicht eine einzige Exogastrula zu sehen. Als ich am 9. März 10 Uhr 25 aus denselben Culturen freischwimmende Blastulae in reines Seewasser überführte, zeigten auch diese in ihrer Weiterentwicklung absolut keinen Unterschied[1]. Um typische Lithiumlarven

[1] Von den 7 Versuchen, welche ich zur Lösung obiger Frage angestellt habe, war nur das Resultat eines einzigen zweifelhaft; es waren nämlich einmal in dem Gefäß, welches membranenlose Eier enthielt, mehr Exogastrulae vorhanden

zu erhalten, darf man also Larven, die sich aus membranenlosen Eiern entwickelt haben, nicht eher aus der Lithiummischung nehmen als solche, welche aus gewöhnlichen Eiern hervorgegangen sind. Daraus folgt aber, dass die geringe Durchlässigkeit der Dotterhaut — mag sie nun thatsächlich vorhanden sein oder nicht — sicherlich nicht der Grund dafür ist, dass die Eier während der Furchung nur wenig Lithium aufnehmen, sondern damit erst in größerem Maße beginnen, nachdem sie das Blastulastadium erreicht und die Eihülle verlassen haben. Die Ursache hierfür muss vielmehr in den Eiern selbst liegen, und es fragt sich nun, worin dieselbe besteht.

Obgleich der Grund, welchen wir jetzt betreten, an manchen Stellen weniger sicher ist, als der, auf welchem wir uns bis jetzt bewegt haben, wollen wir uns doch darauf wagen, zumal wir mit der Beantwortung der obigen Frage zugleich eine Vorstellung von den Ursachen für die Vergrößerung der entodermalen Wachsthums- und Zelltheilungszone erlangen können.

Wenn ich bedenke, dass jene Entogastrulae, welche in einer Lithiumlösung entstehen, die zur Hervorrufung von Lithiumlarven noch nicht stark genug ist, sich von den normalen Gastrulis durch eine weit dickere Urdarmwand unterscheiden, wie ein Vergleich der Figuren 42 und 43 lehrt, und wenn ich ferner denselben Unterschied zwischen der Dicke der Wand des Urdarmes einer Exogastrula und einer gewöhnlichen Urdarmlarve berücksichtige (vgl. Fig. 31 und 43), so scheint mir aus diesen Thatsachen mit Sicherheit hervorzugehen, dass das Lithium speciell auf die Zellen des sogen. Entoderms wirkt.

Ich bin in Folge dessen zu der Vermuthung gekommen, dass die Aufnahme des Lithiums desshalb hauptsächlich erst in der ausgebildeten Blastula erfolgt, weil dann eine Differenzirung in Ekto- und Entodermzellen eintritt

als in jenem, deren Larven sich aus mit Membranen versehenen Eiern entwickelt hatten. Dieser Unterschied ist jedoch desswegen gering anzuschlagen, weil 1) die Verschiedenheit nur in einer größeren Zahl von Exogastrulis und nicht etwa in einer Vergrößerung der Wachsthumszone bestand und weil 2) auch einmal das Gegentheil beobachtet wurde, d. h. in einer Cultur mit membranenlosen Eiern mehr Entogastrulae sich vorfanden als in der mit gewöhnlichen Eiern. Diese geringfügigen Unterschiede sind durch irgend welche Zufälligkeiten bedingt. So ist z. B. zu bedenken, dass die Eier durch das Schütteln doch immerhin etwas geschädigt werden.

und wahrscheinlich besonders letztere die Fähigkeit haben, das Lithium zu resorbiren und in einem gewissen Grade festzuhalten[1].

Die Aufnahme und Zurückhaltung des Lithiums durch die Entodermzellen hat nun aber Zweierlei zur Folge. Es wird nämlich dadurch eine energischere Kern- und Zelltheilung auf vorläufig noch unbekannte Weise herbeigeführt, und ferner werden durch die Lithiumaufnahme die osmotisch wirkenden Substanzen im Inneren der betreffenden Zellen vermehrt, wodurch wiederum ein Heranwachsen derselben durch Wasseraufnahme bis zu einem gewissen Grade ermöglicht und zugleich eine größere Dicke der Urdarmwandung hervorgerufen wird. Der Unterschied zwischen dem dickwandigen und kernreichen Urdarm einer Entogastrula aus einer Lithiumcultur und dem weniger dicken und kernhaltigen einer gewöhnlichen Urdarmlarve lässt sich auf die Weise sehr gut erklären.

Wodurch wird nun aber die Vergrößerung der entodermalen Wachsthums- und Zellenvermehrungszone hervorgerufen, welche das Charakteristische für die Lithiumwirkung ist? Meiner Meinung nach wird dieselbe ebenfalls durch die Aufnahme und Zurückhaltung des Lithiums durch die an die eigentliche Entodermbildungszone angrenzenden Zellen bedingt. Hierdurch aber wird wiederum auch da eine energischere Kern- und Zelltheilung eingeleitet, wo normaler-

---

[1] Wie höchst wahrscheinlich das Lithium erst dann von den Larven in größerem Maßstabe aufgenommen wird, wenn die Differenzirung von Ekto- und Entoderm eintritt, so habe ich auch durch eine Anzahl Versuche festgestellt, dass aus äußerst schwachen Lösungen von Methylenblau, dessen Aufspeicherung in den Eiern und Larven der Seeigel durch O. Hertwig (**9** u. **10**) ermittelt worden ist, erst dann größere Mengen aufgenommen werden, wenn die Entodermbildung begonnen hat. Ich verwandte eine $^1/_{5000}$%ige Lösung. Der Urdarm färbte sich am intensivsten, auf ihn folgte dann der Wimperring mit einem schwächeren Farbenton. Bemerkenswerth ist noch, dass die beiden Organe eine violette Färbung im Gegensatz zu den Mesenchymzellen zeigten, in denen der aufgespeicherte Farbstoff blau erschien. O. Hertwig hat ebenfalls die Beobachtung gemacht, dass das Methylenblau besonders von den Entodermzellen aufgespeichert wird, und daraus den Schluss gezogen, dass es in denselben an Dotterelemente gebunden ist. Ich schließe aber daraus nur, dass die Entodermzellen besonders die Fähigkeit zur Methylenblauresorption haben. — Auch Versuche mit Fuchsin (5 ccm einer concentrirten Lösung in Seewasser + 45 ccm Seewasser) zeigten, dass dasselbe zwar schon vor der Differenzirung in Ekto- und Entoderm in einem gewissen Grade aufgenommen wurde, dass aber erst die Entodermzellen es in höherem Maße resorbirten. Der Darmcanal zeigte in Folge dessen stets eine intensivere Färbung als die übrigen Theile der Larven.

weise eine solche nur in geringem Grade stattfindet. Selbstverständlich müsste die Größe der Zellen in Folge der energischen Theilung immer mehr abnehmen, wenn die Tochterzellen nicht nach jeder Theilung wieder auf ein bestimmtes Maß heranwüchsen. Letzteres wird nun meiner Meinung nach durch die von dem aufgenommenen Lithium herbeigeführte Vermehrung der osmotisch wirkenden Substanzen verursacht, wodurch eine vermehrte Wasseraufnahme und damit wieder ein größeres oder geringeres Wachsthum der Zellen herbeigeführt wird. Geht das Wachsthum nicht im gleichen Schritt mit der Zelltheilung einher, so müssen die Zellen nothgedrungen an Größe verlieren. Dies ist nun stets bei dem Urdarmabschnitt meiner Lithiumlarven der Fall. Die Folge davon ist, dass auch dann, wenn die entodermale Theilungs- und Wachsthumszone sich über die ganze Oberfläche der Blastula erstreckt hat, die Größenzunahme der ganzen Larve verhältnismäßig gering ist, wie ein Vergleich einer Blastula (Fig. 3) mit einer Holoentoblastia (Fig. 14) aufs deutlichste lehrt. Hierzu sei noch bemerkt, dass die Kerne der letzten Larvenkategorie (Fig. 16 *b*) nur wenig kleiner sind als die einer normalen Blastula (Fig. 16 *a*). Die Größendifferenz zwischen den Zellen beider Larvenarten ist also durch die verschieden große Menge von Zellplasma bedingt, woraus wiederum folgt, dass die Kerne in den Urdarmabschnitten der Lithiumlarven oder bei den Holoentoblastis dichter bei einander liegen als bei den Blastulis (vgl. Fig. 16 *a* mit Fig. 16 *b*).

Wir wollen nunmehr den Versuch machen, eine Thatsache, welche wir im 1. und 2. Capitel kennen gelernt haben, mit den vorstehenden Auseinandersetzungen in Einklang zu bringen. Es wurde nämlich festgestellt, dass die Vergrößerung der entodermalen Theilungs- und Wachsthumszone proportional der Concentration der Lithiumlösung oder — wenn die Larven der letzteren nach kürzerer oder längerer Zeit entnommen werden — proportional der Länge des Aufenthaltes in derselben wächst.

Zwei Gründe scheinen mir für diese Proportionalität zwischen der Größe der Entodermbildungszone und der Concentration der Lithiumlösung resp. der Länge des Aufenthaltes in derselben denkbar. Erstens nämlich wäre es möglich, dass die Fähigkeit der Lithiumaufnahme vom vegetativen zum animalen Pole hin abnimmt, und dass eine um so größere Menge Lithium oder ein um so längerer Aufenthalt in der Lithiummischung dazu gehört, die Zellen zur Lithiumaufnahme zu veranlassen, je mehr letztere dem

animalen Pole genähert sind. An letzterem wäre also das Resorptionsvermögen für Lithium am schwächsten, könnte sich aber trotzdem geltend machen, wenn die Lithiumwirkung eine gewisse Stärke erreicht hat. Dann würde sich also die Entodermbildungszone über die ganze Oberfläche der Blastula erstrecken und die Bildung einer Holoentoblastia veranlassen. Abgesehen von diesem ersten Erklärungsversuch kann jedoch auch der Grund für obige Proportionalität in einer Abnahme der Theilungsfähigkeit der Zellen vom vegetativen zum animalen Pole hin gesucht werden. Während also bereits wenig Lithium genügen würde, um die Zellen des vegetativen Poles zur Theilung und zu einem größeren oder geringeren Wachsthum zu veranlassen, müsste dessen Menge um so größer sein, je näher die Zellen dem animalen Pole liegen.

Eine sichere Entscheidung, welcher von diesen beiden Erklärungsversuchen richtig ist, lässt sich z. Z. nicht fällen. Wenn ich aber bedenke, dass bei gleicher Lithiumaufnahme, aber bei ungleichem Theilungsvermögen auch jene Zellen, welche sich nicht energischer theilen, doch wenigstens in Folge der Vermehrung der osmotisch wirkenden Substanzen turgescenter und dicker werden müssten, dass sich dies jedoch an den Zellen des Gastrulawandabschnittes nicht beobachten lässt, indem dieselben nicht im geringsten turgescenter und dicker als die Zellen des Plattenepithels eines gewöhnlichen Pluteus sind, so ist es mir wahrscheinlicher, dass das Resorptionsvermögen für Lithiumsalze vom vegetativen zum animalen Pole hin abnimmt. Unter dieser Abnahme des Resorptionsvermögens darf jedoch nicht nur verstanden werden, dass die Zellen in einer bestimmten Zeit aus einer Mischung von bestimmtem Gehalt um so weniger Lithium aufnehmen, je näher sie dem animalen Pole liegen, sondern sie muss sich außerdem darin äußern, dass eine um so größere Menge Lithium dazu gehört, die Zellen zur Aufnahme desselben zu veranlassen, je weiter sie vom vegetativen Pole entfernt sind. Die Aufnahme des Lithiums durch die Blastulazellen hinge also von einem Reize ab, den dieser Stoff auf sie ausübt, und dieser Reiz müsste um so länger anhalten resp. um so energischer sein, je näher die Zellen dem animalen Pole liegen.

Wenn wir von der Unsicherheit in der Begründung der Proportionalität zwischen der Größe der Entodermbildungszone und der Concentration der Lithiummischung resp. der Länge des Aufenthaltes in derselben absehen, so scheint mir wenigstens dies ziemlich sicher

begründet, dass die Vergrößerung der entodermalen Theilungs- und Wachsthumszone durch die Aufnahme und Zurückhaltung von Lithium auf irgend eine Weise hervorgerufen wird. Selbstverständlich bleiben hierbei immer noch die Fragen offen, warum die Zellen gerade ein Anziehungsvermögen für Lithium besitzen und warum vorzugsweise die Zellen des vegetativen Poles zur Aufnahme geeignet sind, oder warum z. B. nicht die Zellen des Wimperschopfes ausschließlich diese Fähigkeit haben? Alle diese Fragen können wohl noch etwas verschoben werden, aber eine definitive Antwort auf sie erscheint unmöglich. Mit dem Zugeständnis unseres Unvermögens in dieser Hinsicht machen wir zugleich auf den Theil der morphologischen Wirkung des Lithiums aufmerksam, welcher unserem Verständnis verschlossen ist[1].

Abgesehen von diesen Fragen, zu denen man unweigerlich geführt wird, deren Lösung aber nicht möglich erscheint, giebt es auch noch einige andere Punkte, welche dem obigen Erklärungsversuch große Schwierigkeiten bereiten.

Hierher gehört es zunächst, dass Blastulae, welche der Lithiummischung entnommen und in reines Seewasser übergeführt werden, vereinzelt Anfangs den normalen Entwicklungsgang einschlagen, nachträglich aber doch eine vergrößerte Wachsthumszone erhalten, deren Folge eine dickwandige Vorwölbung des Urmundfeldes ist. Wenn es den Thatsachen entspricht, dass die Vermehrung der Zellen, welche sich normalerweise nur geringfügig oder überhaupt nicht theilen, durch die Aufnahme von Lithium veranlasst wird, so ist nämlich nicht recht einzusehen, warum die Vermehrung am Urmundfeld nicht gleich beginnt, nachdem die Larven in reines Wasser gebracht worden sind, sondern warum dies erst nach einiger Zeit geschieht. Anstatt uns mit einer Vermuthung über diese Schwierigkeit hinwegzusetzen, halte ich es für besser, sie einfach zu constatiren.

Eine zweite Schwierigkeit besteht in der Thatsache, welche am Ende des 3. Capitels aufgedeckt wurde. Daselbst wurde nämlich experimentell nachgewiesen (pag. 177), dass Eier, welche unbefruchtet eine gewisse Zeit in einer Lithiummischung geblieben und dann in reinem Seewasser befruchtet worden sind, nicht den Entwicklungsgang der Lithiumlarven einschlagen. Sollte es sich durch eine chemisch-analytische Untersuchung herausstellen, dass dies desswegen der Fall ist, weil die Eier im unbefruchteten Zustande kein Lithium

[1] Vgl. hierzu H. Driesch, Die Biologie als selbständige Grundwissenschaft. 1893.

aufnehmen, so würde es sich dann fragen, warum dies nicht der Fall ist, und warum die Eier erst nach der Befruchtung allmählich mit der Aufnahme des Lithiums beginnen.

Die dritte und größte Schwierigkeit besteht darin, dass die morphologische Wirkung des Lithiums auf die Eier der Seeigel um so mehr abnimmt, je weiter die normale Entwicklung bereits gediehen ist. Wir sahen im 3. Capitel, dass vollkommen ausgebildete Blastulae oder Gastrulae, welche man in Seewasser mit Lithium bringt, keine vergrößerte Entodermbildungszone erhalten, sondern in ihrer Entwicklung nur gehemmt und überhaupt geschädigt werden. Da nun Letzteres darauf hindeutet, dass die Larven wahrscheinlich doch Lithium aufnehmen, so fragt es sich, warum dieselben Zellen, welche durch das Lithium zur Theilung und zum Wachsthum veranlasst und in ihrem histologischen Charakter verändert werden, wenn die Eier kurz nach der Befruchtung oder auf einem frühen Furchungsstadium in die Mischung gebracht worden sind, diese Veränderungen durch das Lithium nicht mehr erfahren, wenn ausgebildete Blastulae oder Gastrulae in die Mischung übergeführt werden? Damit, dass man sagt, die Zellen haben sich mehr differenzirt, sie haben ihren embryonalen Charakter verloren, wird die Thatsache nur mit anderen Worten ausgedrückt, nicht erklärt. Das ist aber gerade des Pudels Kern, zu wissen, worin dieser Verlust des embryonalen Charakters besteht, welche Veränderungen die Zellen der Larven im Laufe ihrer Entwicklung erfahren, so dass die morphologische Wirkung des Lithiums nicht mehr zur Geltung kommen kann. Es ist klar, dass wir mit der Beantwortung dieser Fragen, welche zur Zeit vollkommen aussichtslos ist, zugleich über das Wesen der Ontogenese würden aufgeklärt werden.

Wir haben bis jetzt immer nur von der durch das aufgenommene Lithium herbeigeführten Vergrößerung der Theilungs- und Wachsthumszone gesprochen, sahen aber bereits im 1. Capitel, dass nicht nur hierin das Charakteristische der morphologischen Wirkung des Lithiums besteht, sondern dass sich dieselbe außerdem in einer Flächenentfaltung des Entoderms nach außen äußert. Es fragt sich nun, wodurch dies herbeigeführt wird. Die am nächsten liegende Erklärung wäre offenbar die, dass die Flächenentfaltung nach innen durch einen zu hohen Druck im Blastocoel unmöglich gemacht wird. Der Grund für die Erhöhung des osmotischen Druckes könnte darin gesucht werden, dass auch in das Blastocoel eine gewisse Menge Lithium gelangt, wodurch natürlich die osmotisch wirkenden Sub-

stanzen in demselben vermehrt werden würden. Ich habe bereits in meiner 1. Arbeit pag. 482 darauf hingewiesen, dass bei Richtigkeit dieser Vermuthung doch wohl diejenigen Larven, welche den größten Umfang haben, d. h. am meisten aufgebläht sind, am ehesten dazu neigen müssten, den Entwicklungsgang der Lithiumlarven einzuschlagen. Dies lässt sich jedoch in keiner Weise bestätigen, denn ich habe in Culturen, welche mit einer zu geringen Dosis Lithium angesetzt worden waren, genaue Messungen an Larven mit ausgestülptem und mit eingestülptem Urdarm angestellt und keine durchgreifende Differenz auffinden können. Dies gilt auch von den Messungen diesjähriger 27 Stunden alter Blastulae, von denen sich die einen in einer 2,5%igen Lithiummischung und die anderen in gewöhnlichem Seewasser entwickelt hatten: zwar waren die Larven der Mischung im Durchschnitt ein ganz klein wenig größer[1], indem sich unter 25 Stück von ihnen 19 mit einem Durchmesser von 0,16 mm vorfanden, während unter gleich vielen der Controllcultur nur 11 von dem gleichen Durchmesser vorhanden waren, aber man konnte auch in der Mischung eben so kleine Blastulae wie im gewöhnlichen Seewasser beobachten, welche trotzdem den typischen Lithiumgang einschlugen.

Freilich ist die Thatsache, dass sich zwischen den Blastulis, welche den Lithiumgang einschlagen, und denen der Controllculturen keine durchgreifenden Größenunterschiede vorfinden, immer noch kein Beweis dagegen, dass im Inneren des Blastocoels der ersteren ein größerer osmotischer Druck herrscht als in dem der gewöhnlichen Blastulae; denn es ist möglich, dass die Wand der Blastula dem Druck im Inneren einen derartigen Widerstand entgegensetzt, dass sie gar nicht oder nur höchst minimal passiv gedehnt wird. Ob letztere Annahme begründet ist oder nicht, entzieht sich vollkommen unserer Beurtheilung, und wir sind so gezwungen, die Frage, wie im Speciellen das Lithium die Flächenentfaltung nach außen bewirkt, vorläufig noch offen zu lassen. Erwähnt mag nur noch werden, dass bei Richtigkeit der obigen Annahme der osmotische Druck immer noch geringer sein müsste als auf den späteren Stadien, wo durch denselben eine passive Dehnung des Körperepithels herbeigeführt wird, deren Folge das dünne Plattenepithel des Pluteus ist.

Mit der Vergrößerung der Theilungs- und Wachsthumszone und

[1] Der Durchmesser von 25 Blastulis aus der Lithiumcultur betrug 0,15728 mm, der von der gleichen Anzahl aus der Controllcultur 0,15696 mm im Durchschnitt.

mit der Flächenentfaltung nach außen ist aber immer noch nicht die morphologische Wirkung des Lithiums erschöpft, denn es ist auch zu bedenken, dass alle Zellen des Territoriums, über welches sich die Theilungs- und Wachsthumszone ausgebreitet hat, den Charakter von Entodermzellen annehmen, obgleich sie sich eigentlich zu etwas ganz Anderem hätten entwickeln sollen. Die prospective Bedeutung derselben Blastulazellen — um mich eines Ausdruckes von Driesch [3] zu bedienen — ist also eine andere, wenn sich die Eier in einer Lithiumlösung entwickelt haben, als dann, wenn sie in gewöhnlichem Seewasser geblieben sind. Der Grund für den veränderten histologischen Charakter der in die Theilungs- und Wachsthumszone aufgenommenen Zellen mag theils direct, theils indirect von der Lithiumaufnahme d. h. von der Vermehrung des Salzgehaltes abhängen, wodurch vielleicht nicht nur eine Vermehrung des Imbibitionswassers herbeigeführt wird, sondern auch die ganzen chemischen Vorgänge in den betreffenden Zellen verändert werden mögen. Wir sind gezwungen, uns zur Zeit auf diese Bemerkungen allgemeinster Art über die Ursachen der veränderten histologischen Beschaffenheit von Zellen, welche im normalen Verlauf der Entwicklung ektodermale Bildungen hätten liefern sollen, zu beschränken.

Nunmehr am Ende unserer Aufgabe angelangt, machen wir schließlich noch den Versuch, die Betrachtungen über die Vergrößerung der Theilungs- und Wachsthumszone durch das Lithium auf die normale Gastrulation zu übertragen. Ich stelle mir den ganzen Process auf folgende Weise vor. Aus vorläufig noch unbekanntem Grunde erlangt der Bezirk von Zellen gegenüber dem Wimperschopf die Fähigkeit, eine größere Menge Salze aus dem Meerwasser aufzunehmen und in bestimmter Quantität zurückzuhalten. Durch diese Salze wird nun aber auf irgend eine Weise, deren Natur vorläufig dahingestellt bleiben mag, eine energische Kern- und Zelltheilung in dem betreffenden Territorium veranlasst und eine Vermehrung der osmotisch wirkenden Substanzen in den Zellen hervorgerufen, welche wiederum eine Zunahme des Imbibitionswassers und Hand in Hand damit ein Anwachsen der ganzen Zone zur Folge hat. Hält die Salzaufspeicherung eine gewisse Zeit an, so muss die Entodermbildungszone zu einem Schlauch heranwachsen, der sich entweder nach innen oder nach außen bilden könnte. Warum der Urdarm nun gerade normalerweise nach innen wächst, ist zur Zeit nicht mit Sicherheit zu entscheiden. Wollte man seine Wachthumsrichtung auf einen geringeren osmotischen Druck im Inneren des

Blastocoels zurückführen, so könnte derselbe nur eine kurze Zeit lang vorhanden sein, da ja das Wachsthum des Ektoderms vom Gastrulastadium an fast ausschließlich passiv durch Dehnung in Folge des hohen Turgors in der primären Leibeshöhle bewirkt wird. Wir hatten bereits oben pag. 148 darauf hingewiesen, dass desshalb das Epithel des Pluteus so dünn ist. Das Anwachsen des osmotischen Druckes im Blastocoel resp. der primären Leibeshöhle scheint mir dadurch verursacht zu werden, dass die Entodermzellen, deren erste Thätigkeit in der Aufnahme von Salzen aus dem Meerwasser besteht, allmählich auch Salze in das Blastocoel abgeben, wodurch natürlich eine Vermehrung der osmotisch wirkenden Substanzen in demselben verursacht wird. Ob bereits im Inneren der Blastulae ein größerer osmotischer Druck als außerhalb vorhanden ist oder nicht, ist zweifelhaft. Die Thatsache, dass die Blastula von ihrer Bildung an stetig an Umfang zunimmt, wie ein Vergleich der Fig. 1 u. 3 lehrt, könnte eventuell dazu veranlassen, dem Inhalt des Blastocoels einen höheren osmotischen Druck zuzuschreiben, aber es ist auch möglich, dass die Größenzunahme nur einer Zelltheilung mit Wachsthum ihre Entstehung verdankt.

Sieht man von dem Zweifel ab, in dem man sich bei der Frage nach den Ursachen der Wachsthumsrichtung des Urdarmes befindet, so scheint mir doch durch die obige Hypothese über die Ursache der Entstehung des Urdarmes an sich einige Klarheit verbreitet worden zu sein. Freilich haben wir oben nur das Auswachsen desselben theilweise zu erklären versucht, und es bleibt in Folge dessen noch unbekannt, wodurch sein histologischer Charakter verursacht wird. Meiner Meinung nach wird derselbe wenigstens z. Th. direct durch die Vermehrung des Salzgehaltes in den betreffenden Zellen und die hiervon abhängende Zunahme des Imbibitionswassers herbeigeführt. Auf indirectem Wege werden sodann vielleicht durch die erwähnten Veränderungen die Stoffwechselvorgänge, welche sich in den Zellen abspielen, in hohem Grade beeinflusst. Wir müssen uns hierüber auf vorstehende Bemerkungen allgemeiner Natur beschränken, wozu wir ja bereits oben, als von der durch das Lithium herbeigeführten Veränderung des histologischen Charakters die Rede war (pag. 190), gezwungen worden waren.

Bevor ich das Capitel abschließe und zu einem anderen Gegenstande übergehe, will ich noch einmal ganz besonders betonen, dass ich mir des Hypothetischen des letzten Gedankenganges wohl bewusst bin und eben so das Unsichere recht gut fühle, welches dem

obigen speciellen Erklärungsversuch der morphologischen Wirkung des Lithiums noch hier und da anhaftet.

Es war für mich ein Bedürfnis, mir eine Orientirung — und wenn auch nur eine vorläufige — über die Ursachen der Lithiumwirkung und der normalen Gastrulation zu verschaffen; und da dieses Bedürfnis wohl sicher auch in dem Leser meiner Arbeit erwacht wäre, so habe ich es für gut gehalten, ihm das Resultat meiner Überlegung mitzutheilen. So erklärt es sich, dass ich das Unvollkommene der Öffentlichkeit übergeben habe.

5. Capitel.

Aphorismen.

In diesem Capitel sollen einige Punkte zur Besprechung kommen, welche zwar in den drei ersten Capiteln hätten Platz finden können, aber die Darstellung in unliebsamer Weise unterbrochen und aus einander gezogen haben würden. Ich will hier zunächst noch einmal auf die

Anomalien im Kalkgerüst

zurückkommen, welche durch einen vorübergehenden Aufenthalt in einer Lithiummischung hervorgerufen werden und bereits pag. 166 kurz erwähnt wurden. Wir sahen daselbst, dass sich nach kurzer Einwirkung des Lithiums bisweilen sogenannte Exogastrulae entwickelten, in deren Gastrulawandabschnitt sich ein normales Kalkgerüst anlegen und zur Bildung eines Pluteus mit ausgestülptem Darmtractus führen konnte. Fig. 28 Taf. 10 ist eine solche Larve abgebildet. Wurden die Larven nach längerer Zeit der Lithiummischung entnommen und in reines Seewasser übergeführt, so kam es in den Gastrulawandabschnitten stets zur Bildung eines anomalen Kalkskelettes. Worin diese Anomalien bestehen, wurde damals nicht weiter untersucht; dieselben sollen in Folge dessen im Folgenden kurz charakterisirt werden.

Das vergleichende Studium vieler anomaler Kalkgerüste hat mich dazu geführt, folgende Kategorien in der großen Menge von Anomalien zu unterscheiden.

Die erste von diesen besteht in einer örtlichen Verschiebung der Kalknadeln. Dieselben entstehen bekanntlich normalerweise in der Gastrula rechts und links vom Urdarm in Form von zwei

Dreistrahlern, von welchen die Bildung des ganzen primären[1] Pluteusskelettes ausgeht. Ich habe nun häufig die Beobachtung gemacht, dass die Kalknadeln in dem Gastrulawandabschnitt der Lithiumlarven nicht ihre normale Lage am vegetativen Pole einnehmen, sondern häufig mehr oder weniger dem animalen genähert sind. Die »richtenden Kräfte«, welche in der normalen Entwicklung das Wandern der Kalkbildungszellen an die richtigen Stellen zur Folge haben, sind also durch das Lithium an andere Orte des ektodermalen Theiles verlegt worden. Eine größere oder geringere Verschiebung der Kalknadeln nach dem animalen Pole zu ist an den Abbildungen 11, 21 u. 41 (Taf. 9 u. 10) deutlich zu constatiren.

Hand in Hand mit der Verlagerung der Kalknadeln geht eine solche der gitterförmigen Armstützen und endlich der Arme selbst, deren Hervorwachsen durch den Reiz der sich vergrößernden und vorwärtsschiebenden Kalkstäbe hervorgerufen wird, wie wir bereits in unserer 1. Mittheilung (pag. 456—457) sahen. Eine Verlagerung der Gitterstäbe hat so z. B. in Fig. 38 auf Taf. 10 stattgefunden. Sie liegen nämlich hier zu Seiten der Mundeinsenkung, während sie gerade entgegengesetzt zu Seiten des kleinen rudimentären Urdarmabschnittes (*ua*) liegen sollten. Da die Armstützen in diesem Falle klein blieben, kam es nicht zum Auswachsen der Pluteusfortsätze. Ein solches hat jedoch z. B. bei jenen Larven stattgefunden, welche in den Figuren 33 und 34 dargestellt sind. Betrachten wir die beiden Larven genauer, so zeigt es sich, dass ihre Arme an ganz anderen Stellen liegen, als sie eigentlich liegen sollten. An der mit *a* bezeichneten Öffnung ist der Urdarmabschnitt, der in beiden Fällen schmal war, abgerissen; die betreffende Stelle entspricht also dem After der normalen Larven. Hätten unsere beiden darmlosen Gastrulawandabschnitte eine Mundeinsenkung bekommen, so hätte dieselbe an dem mit einem Stern bezeichneten Orte entstehen müssen. Nachdem wir uns so über die Lage von Mund und After orientirt haben, erkennen wir sofort, dass in Fig. 33 die beiden primären Pluteusarme, welche eigentlich an der Analseite ungefähr an den mit Kreuzen bezeichneten Orten hätten entstehen sollen, an einer ganz anderen

[1] Indem später zu den beiden primären Dreistrahlern noch drei secundäre hinzukommen, entsteht das secundäre Pluteusskelett. Vgl. Théel l. c. p. 44—45. Ich habe meine Controllthiere nie bis zu diesem zweiten Pluteusstadium bringen können, freilich war mir zunächst auch noch nicht viel daran gelegen.

Stelle, näher dem Munde, hervorgewachsen sind; ihre Bildung ist also in unserem Falle von ganz anderen Zellen ausgegangen, als dies in der normalen Entwicklung geschieht. Bemerkt sei noch, dass man die beiden Fortsätze desswegen als Homologa der beiden primären Analarme des Pluteus ansehen muss, weil die von ihnen ausgehenden Balken *kob* theilweise den Kalkstabkorb bilden helfen, welcher die Spitze des normalen Pluteus stützt. In Fig. 34 gehen die Balken *kob* von zwei[1] Armen aus, welche an den Buchstaben *af* kenntlich sind. Letztere sind also ebenfalls als die beiden primären Analfortsätze aufzufassen und müssten in Folge dessen sich eigentlich an den mit einem Stern markirten Stellen befinden.

Vorstehende Beispiele mögen genügen, um zu zeigen, dass eine bedeutende örtliche Verschiebung der Pluteusfortsätze möglich ist, und demnach die Bildung der letzteren von ganz anderen Zellgruppen ausgehen kann, als es in der normalen Entwicklung geschieht. Erwähnt sei noch, dass man sich leicht von der Verlagerung der Pluteusarme an den Gastrulawandabschnitten solcher Lithiumlarven überzeugen kann, welche sich in reinem Seewasser entwickelt haben und einen großen, gar nicht oder nur wenig reducirten ektodermalen Theil aufweisen.

Die zweite Kategorie der Anomalien im Kalkgerüst offenbart sich in einer Vermehrung der Kalknadeln und auch der mit gegitterten Kalkstäben versehenen Fortsätze. Bevor ich zu einer genaueren Darlegung der Befunde, welche ich in dieser Richtung gemacht habe, übergehe, halte ich es für nothwendig, festzustellen, wie viele Kalknadeln und Fortsätze in der normalen Entwicklung des Pluteus von *Sphaerechinus granularis* auftreten. Dass das ganze Skelett des primären Pluteusstadiums von 2 Dreistrahlern aus seine Entstehung nimmt, welche sich rechts und links vom Urdarm am vegetativen Pole der Gastrula bilden, ist bekannt. Eben so dürfte bekannt sein, dass der Pluteus zunächst nur 4 Fortsätze besitzt, nämlich 2 anale lange Arme mit Gitterstäben und zwei kurze, von einfachen Kalkstäben gestützte orale. Auf dieses Stadium folgt eine längere Pause, welche von meinen Controllculturen nie überschritten wurde. Die weitere Entwicklung des Pluteus von *Sphaerechinus granularis* ist leider nicht bekannt. Da nun aber das erste Stadium desselben dem

[1] In der Figur ist noch ein 3. Arm vorhanden, den wir vorläufig unberücksichtigt lassen wollen.

von *Echinocyamus pusillus* äußerst ähnlich[1] ist, so kann man vielleicht die von THÉEL an dem vollständig ausgebildeten Pluteus von letzterer Form gemachten Beobachtungen auf *Sphaerechinus* übertragen. Danach würden also secundär 3 neue Kalknadeln gebildet werden, von denen 2 secundäre Arme mit Gitterstäben und 2 neue von einfachen Kalkbalken gestützte ihre Entstehung nehmen würden. Wir hätten also auf dem Endstadium des Pluteus 5 Kalkbildungscentren (centres of calcification) zu unterscheiden, von denen 8 Arme ausgehen.

Es ist nun interessant, dass sich im Gastrulawandabschnitt der Lithiumlarven, welche sich in reinem Seewasser ausgebildet hatten, häufig gleich von vorn herein mehrere Kalknadeln anlegten. Die Kalknadelbildung war also in manchen Fällen durch einen vorübergehenden Aufenthalt in einer Mischung von Lithiumlösung und Seewasser gesteigert worden. Der Aufenthalt durfte jedoch nicht zu lange währen, denn dann wurde die Kalkbildung auch nach dem Zurückbringen der Larven in reines Seewasser alterirt (vgl. hierzu pag. 165). Die Zahl der Kalknadeln konnte nach meinen Beobachtungen 3, 4, auch 5 betragen. In den meisten Fällen waren dieselben unregelmäßig gelagert; es kam jedoch auch vor, dass sie mehr oder weniger regelmäßig angeordnet waren. In letzterem Falle waren sie dann so orientirt, dass ein Schenkel des Dreistrahlers nach außen, die beiden anderen dagegen nach dem Centrum des Gastrulawandabschnittes gerichtet waren. Indem nun die beiden nach innen gekehrten Schenkel mit denen der Nachbardreistrahler zusammenstießen, kam ein Kranz zu Stande, welcher den Gastrulawandabschnitt in einer Zone umgab (Taf. 10 Fig. 36).

Hand in Hand mit der Vermehrung der Kalknadeln geht nun auch häufig eine solche der Pluteusfortsätze mit gegitterten Stützen, und zwar ist die Möglichkeit der Entstehung von eben so viel Fortsätzen gegeben, wie Dreistrahler angelegt werden, da jeder durch Gitterstäbe gestützte Arm von einem Dreistrahler aus gebildet wird. So könnte z. B. in Fig. 33 noch ein 3. »Gitterfortsatz« entstehen, da noch ein 3. kleiner Dreistrahler gebildet worden ist. In Fig. 34 sind bereits 3 Gitterarme vorhanden, und die in Fig. 35 dargestellte Larve weist gar deren 4 auf. Die Anordnung der 4 Fortsätze in der letzten Figur ist ziemlich regelmäßig, ungefähr so wie sie oben beschrieben wurde: nur der 5. noch wenig entwickelte

[1] Vgl. hierzu THÉEL **16** pag. 44—45.

Dreistrahler hat sich unregelmäßig eingeordnet. Eine Larve mit 5 Gitterarmen endlich ist durch Fig. 36 repräsentirt. Dieselbe stammt aus derselben Cultur[1] wie die Larven in den Fig. 32—35, hatte aber nicht wie diese den Entwicklungsgang der Lithiumlarven eingeschlagen, sondern einen normalen Darmtractus erhalten. Ihre Gestalt war nicht schmal und schlank wie die eines normalen Pluteus, sondern breit und flach wie ein Suppenteller. In Folge ihrer 5 regelmäßig angeordneten Fortsätze besaß sie eine große äußerliche Ähnlichkeit mit einem kleinen Seestern. Arme mit nur 1 Kalkstab fehlten der merkwürdigen Larve vollkommen; alle 5 Fortsätze wurden durch Gitterstäbe gestützt. Da nun aber der erwachsene Pluteus auf seinem Endstadium nur 2 Paar Gitterfortsätze zu besitzen scheint, so wäre — bei Richtigkeit dieser Voraussetzung — in unserem Falle die Möglichkeit ausgeschlossen, die Vermehrung der Fortsätze einzig und allein darauf zurückzuführen, dass durch den vorübergehenden Aufenthalt in der Lithiummischung das gleichzeitige Auftreten der primären und secundären Gitterarme des Pluteus auf irgend eine Weise veranlasst worden wäre.

Da unser fünfstrahliger Pluteus — abgesehen von der Vermehrung der Arme — zugleich ein gutes Beispiel für deren Verlagerung abgiebt, so sei hier noch einmal auf den betreffenden Punkt zurückgekommen. Die beiden Fortsätze *af* müssen wir als die primären Gitterarme ansprechen, da von ihnen 2 Kalkbalken (*kob*) ihre Entstehung genommen haben, welche sich nach der Dorsalseite der Larve erstrecken und normalerweise zur Bildung des Kalkstabkorbes beitragen würden, welcher die Spitze des Pluteus stützt. Bei einem normalen Pluteus liegen nun die betreffenden Fortsätze an der Analseite rechts und links von der durch Mund und After gehenden Sagittalebene. Legen wir also einen Sagittalschnitt durch Mund und After unserer Larve, so müssten die mit *af* gekennzeichneten Fortsätze ungefähr an den zwei mit einem Kreuz markirten Punkten liegen; ihre Verschiebung ist also ganz bedeutend.

Im Anschluss an die Vermehrung der Kalknadeln und Fortsätze bei jenen Larven, welche sich nach vorübergehendem Aufenthalt in einer Lithiumlösung in reinem Seewasser weiter entwickelt haben, sei noch erwähnt, dass ich auch in den Gastrulawandabschnitten der

[1] Es sei noch besonders darauf hingewiesen, dass sich in dem Controllgefäß für die betreffende Cultur auch nicht ein einziger Pluteus mit mehr als 2 Gitterfortsätzen vorfand.

Lithiumlarven, welche ihre ganze Entwicklung in dem Meerwasser mit Lithium durchgemacht haben, meist mehr als 2 Dreistrahler entstehen sah. Freilich war ein solches Vorkommnis eine große Seltenheit, und zwar desshalb, weil sich überhaupt äußerst selten in den Lithiumculturen Kalknadeln entwickelten, wie bereits im 1. Capitel dieser Arbeit erwähnt wurde.

Wenn wir nunmehr daran gehen, den Ursachen der Vermehrung der Kalknadeln und der Pluteusfortsätze nachzuforschen, so stoßen uns zwei verschiedene Möglichkeiten der Erklärung auf. Erstens kann nämlich durch das Lithium eine Vermehrung der Kalknadelbildungszellen hervorgerufen werden und zweitens ist es auch möglich, dass durch dasselbe andere Mesenchymzellen zur Kalkabsonderung veranlasst werden, welche sonst eventuell eine ganz andere Function übernehmen würden. Wer die Weismann'sche Ansicht vertritt, wird die letztere Möglichkeit nicht zugestehen, da ja nach derselben die einzelnen Zellen von vorn herein durch die ihnen zugetheilten Determinanten entweder zu Kalkbildungszellen, zu Pigmentzellen oder zu irgend einer anderen Zellenkategorie bestimmt sein sollen. Da mir Beobachtungen, die zur Lösung dieser Frage beitragen könnten, zur Zeit nicht zu Gebote stehen, so muss ich dieselbe vorläufig offen lassen.

Nachdem wir im Vorhergehenden zwei Anomalien-Kategorien von principieller Bedeutung kennen gelernt haben, müssten wir nun eigentlich die verschiedenen anomalen Kalkgerüste noch speciell durchsprechen und analysiren; ich will dies jedoch unterlassen, da ich zur Zeit glaube, dass nichts von Bedeutung dabei herauskommen würde. Erwähnt mag nur werden, dass eine äußerst häufige Anomalie darin besteht, dass sich bei *Sphaerechinus* die Zahl der durch Querleisten verbundenen Armstäbe vermehrt[1]. In den Figuren 34 und 36 bestehen z. B. die Kalkstützen verschiedener Fortsätze aus 3 Stäben; es kann jedoch auch vorkommen, dass 4 oder sogar 5 angelegt werden (vgl. z. B. Fig. 35). Im Gegensatz hierzu äußerte sich bei in Seewasser aufgewachsenen Lithiumlarven von *Strongylocentrotus lividus* eine häufige Anomalie in der Vermehrung jener Kalkbalken, welche normalerweise in der Zweizahl die Spitze des

[1] Nebenbei sei darauf hingewiesen, dass die neuerdings von Boveri (Amer. Natural. Vol. 27 März 1893) gegebene Abbildung des Pluteus von *Sphaerechinus granularis* ungenau ist, denn die Fortsätze werden in derselben von 3 durch Querstäbe verbundene Kalkbalken gestützt, während dies normalerweise nur von 2 geschieht.

Pluteus stützen. So zeigt z. B. die Fig. 37 *b* drei und die Fig. 37 *c* fünf solche Balken.

Bevor ich den Abschnitt über die Anomalien im Kalkgerüst ganz abschließe, muss ich noch einmal auf eine Beobachtung zurückkommen, die bereits oben pag. 166 kurz erwähnt wurde. Ich beobachtete nämlich bisweilen in den Urdarmabschnitten der in reinem Seewasser aufgewachsenen Lithiumlarven 1 oder auch 2 kleine Dreistrahler, wie dies z. B. in den Fig. 25 und 26 zu sehen ist. Einige Kalknadelbildungszellen hatten sich also in diesem Falle nicht dem Ektoderm, sondern dem Entoderm angelegt, ein Vorkommnis, das mir von einiger Bedeutung zu sein scheint, und zwar aus folgenden Gründen.

Es war mir schon längst merkwürdig vorgekommen, dass sich die Kalknadelbildungszellen stets an die Wand der Gastrula und zwar an bestimmte Stellen derselben, aber niemals an die Wandung des Urdarmes anlegten. Durch welchen Reiz — so fragte ich mich — wird dieses Wandern der Kalknadelbildner bedingt? Warum wird nicht auch einmal der Urdarm von einem Kalkgerüst umgeben und das Ektoderm freigelassen?

Die Thatsache, dass bei den in den Fig. 25 und 26 dargestellten Larven die »richtende Kraft«, welche das Wandern der Kalkbildner veranlasst, nicht nur auf das Ektoderm, sondern auch auf das Entoderm vertheilt gewesen sein musste, da ja Kalknadeln nicht nur im Gastrulawand-, sondern auch im Urdarmabschnitt gebildet worden waren, brachte mich nun auf die Vermuthung, dass der positive Oxygenotropismus der Kalkbildungszellen der Grund ihres Wanderns an die Oberfläche der Larve ist. Es liegt nämlich auf der Hand, dass bei einer normalen Gastrula oder einem normalen Pluteus das Ektoderm, welches in Folge der Flimmerbewegung stets von frischem Seewasser umspült wird, weit geeigneter zum Austausch der Gase ist als das Entoderm. Bei den Lithiumlarven liegen nun aber die Verhältnisse anders, indem hier sowohl Ekto- als Entoderm an der Begrenzung der äußeren Körperoberfläche Antheil nehmen. Die Folge davon ist, dass jetzt eine größere Quantität Sauerstoff — als es sonst möglich ist — durch die Wandung des Urdarmabschnittes diffundiren und ein Anlegen von Kalkbildnern an dieselbe veranlassen kann. Und in der That sahen wir Letzteres bisweilen eintreten. Freilich war dies Vorkommnis immerhin selten, und zwar aus dem Grunde, weil der dünnwandige Gastrulawandabschnitt zum Durchtritt der Gase doch immer noch geeigneter

ist als die dickwandige Urdarmblase. Es werden sich also nur solche Kalkbildner der Wandung der letzteren anlegen, deren Bewegungsrichtung bereits durch eine geringere Menge Sauerstoff, als gewöhnlich der Fall ist, regulirt wird, deren Reizschwelle also unter der Norm liegt.

Haben wir auf diese Weise plausibel gemacht, warum die Kalkbildner sich dem Ekto- und nicht dem Entoderm anlegen, und warum also der Urdarm vor einer Verkalkung geschützt ist, so bleibt doch noch zu erklären, warum die Wanderung der kalkbildenden Mesenchymzellen gerade nach diesen Stellen der Körperoberfläche — es sind dies normalerweise bestimmte Stellen an der Wimperschnur — erfolgt und nach keinen anderen. Es müssen hierzu offenbar noch andere Reize hinzukommen, über deren Natur sich gegenwärtig nichts aussagen lässt. Bemerkt sei nur, dass durch den Einfluss des Lithiums die betreffenden richtenden Kräfte an andere Stellen verlegt werden können, wie wir ja bereits oben (pag. 193) gesehen haben.

Es braucht wohl kaum besonders betont zu werden, dass die in Bezug auf das Wandern der Kalkbildner aufgeworfene Frage im Princip in jeder Ontogenese häufig wiederkehrt; und zwar gehören hierher nicht nur jene Vorkommnisse, wo von freibeweglichen Mesodermzellen an einem bestimmten Orte einheitliche Organe gebildet werden, sondern auch solche, wo eine bestimmte Zellengruppe, wie von einer unsichtbaren Macht getrieben, auf eine ganz bestimmte Stelle zuwächst. In die letztere Kategorie würde z. B. das Heranwachsen der Nerven an die richtigen Muskeln gehören. Nach den obigen Auseinandersetzungen über den positiven Oxygenotropismus der Kalkbildner der Seeigellarven glaube ich nun, dass derartige Erscheinungen im Princip eventuell durch die allgemeine Eigenschaft der lebenden Materie, auf die Quellen gewisser Reize zuzuwandern oder hinzuwachsen, von denen anderer jedoch sich wegzuwenden, ihre Erklärung finden können. Über die specielle Natur der betreffenden Tropismen in den einzelnen Fällen kann uns vielleicht das Experiment Aufklärung verschaffen.

Um jedoch gleich von vorn herein vor einer Überschätzung derartiger physiologischer Betrachtungsweisen zu warnen, sei ganz besonders betont, dass dann, wenn wir auch festgestellt haben, dass die Wachsthumsrichtung der und der Zellengruppe durch den und den Reiz bestimmt wird, doch immer noch die Frage übrig bleibt, warum denn die betreffende

Zellengruppe gerade auf diesen bestimmten Reiz reagirt. Unsere naturwissenschaftliche Methode lässt uns hier im Stiche, und wir vermögen nur zu antworten: »um dieses Ziel zu erreichen, zu diesem Zwecke«[1].

Ein anderer Punkt, den ich in diesem »Aphorismen« überschriebenen Capitel besprechen möchte, bezieht sich auf die

Homologie zwischen den einzelnen Theilen des Urdarmabschnittes (incl. Verbindungsstück) und denen des normalen Darmtractus.

An dem Urdarmabschnitt der in gewöhnlichem Seewasser aufgewachsenen Lithiumlarven trat — wie wir bereits oben pag. 166 gesehen haben — meist eine Gliederung in 2 Theile ein, welche sich mehr oder weniger vollständig von einander abschnürten. War bei solchen Larven dann noch das Verbindungsstück angelegt, so bestanden sie — den Gastrulawandabschnitt eingerechnet — aus 4 Theilen, wie z. B. aus Fig. 23 zu ersehen ist. Nun beobachtete ich bisweilen namentlich in Lithiumculturen, in welche Blastulae, deren Alter bereits das Einschlagen des Lithiumentwicklungsganges verhinderte, gebracht worden waren, ausgebildete Entogastrulae, welche zwar keinen definitiven Mund bekommen hatten, aber trotzdem einen Wimperring und einen in drei Theile gegliederten Darm[2] besaßen. In Fig. 40 ist eine solche Larve dargestellt. Die 3 Abschnitte des gegliederten Urdarmes entsprechen offenbar dem Vorder-, Mittel- und Enddarm, welche demnach alle drei aus dem Urdarm der Gastrula hervorgehen. Denken wir uns einen solchen Darm nach außen vorgestülpt, so würden wir eine Exogastrula erhalten, die aus 4 Stücken bestünde, wenn man den ektodermalen Theil mitrechnete. Wir hätten also genau so viele Abschnitte wie z. B. an der in Fig. 23 dargestellten Lithiumlarve. Wollten wir eine Homologie zwischen den verschiedenen Theilen der beiden Larven aufstellen, so müssten wir das Verbindungsstück *vst* als Enddarm[3], den an dasselbe angrenzenden Theil des Urdarmabschnittes als Mitteldarm und den Endabschnitt als Vorderdarm bezeichnen. Die Aufstellung dieser Homologie erscheint zunächst vollkommen berechtigt und kaum anfechtbar.

[1] Vgl. hierzu H. Driesch, Die Biologie etc.

[2] In der normalen Entwicklung tritt die Darmgliederung erst nach Durchbruch des Mundes ein.

[3] Vgl. hierzu meine 1. Arbeit pag. 481.

Wenn wir aber erwägen, dass die Entstehung der einzelnen Abschnitte an den Lithiumlarven eine ganz andere ist als die der 3 Darmstücke der Entogastrula, so steigen uns Bedenken gegen die Richtigkeit der ganzen Homologie auf. Das Verbindungsstück entsteht — wenigstens bei den Lithiumlarven von *Sphaerechinus* — erst secundär nach Bildung der beiden primären Abschnitte; seine Homologie mit dem Enddarm wäre in Folge dessen nur dann vollkommen sicher, wenn letzterer auch durch eine sekundäre Einstülpung des Ektoderms entstünde. Dies ist aber entweder überhaupt nicht der Fall, oder es entsteht nur ein kleiner Theil von ihm durch secundäre Einstülpung, während der größere sicherlich aus dem Urdarm hervorgeht. Wir dürften also höchstens nur den Endtheil des Enddarmes mit dem Verbindungsstück vergleichen. Hiermit ist aber zu gleicher Zeit die Homologie des an das Verbindungsstück angrenzenden Theiles des Urdarmabschnittes mit dem Mitteldarm der normalen Larvenform preisgegeben, denn ersterer müsste neben dem Mitteldarm auch noch den Anfangstheil des Enddarmes enthalten. Ferner sei darauf aufmerksam gemacht, dass die Größe des Endabschnittes der Urdarmblase mit der Länge des Aufenthaltes in der Lithiumlösung schwankt, wie wir dies bereits auf pag. 166—167 gesehen haben. Die Größe des Mittel- und Vorderdarmes wäre also bei den Lithiumlarven sehr verschieden, während sie dies bei den normalen Larven nicht ist. Wenn wir nun schließlich noch anführen, dass wir auch einmal in einer Cultur vom 27. October 1892 eine Gliederung des Urdarmabschnittes in 3 Theile[1] beobachtet haben, so wird die ganze Homologie, die Anfangs so sicher schien, noch bedenklicher. Man könnte freilich in diesem Falle den Endabschnitt des entodermalen Theiles mit der Vasoperitonealblase, welche sich bekanntlich vom Ende des Urdarmes losschnürt, homologisiren, aber dann blieben immer noch die übrigen oben erwähnten Schwierigkeiten bestehen.

Wir haben uns im Vorstehenden stets auf die Lithiumlarven von *Sphaerechinus* bezogen; die von *Echinus* würden der Vergleichung in so fern weniger Schwierigkeiten bereiten, als sich das Verbindungsstück hier vom Urdarmabschnitt abgliedert und überhaupt eher entsteht als bei den Lithiumlarven der ersteren Form. Da sich aber oben bei *Sphaerechinus* herausgestellt hat, dass die Gliederung des Urdarmabschnittes eventuell gar nicht der des normalen Darmtractus

[1] Auch die in Fig. 32 dargestellte Larve weist eine Gliederung des Urdarmabschnittes in 3 Theile (I, II, III) auf.

entspricht, so ist es am besten, wenn wir auch hier die Frage offen lassen.

Hinzugefügt mag schließlich noch werden, dass die Frage nach der Homologie zwischen den Theilen des Urdarmabschnittes und dem Verbindungsstück einerseits sowie den Abschnitten des normalen Darmtractus andererseits von untergeordneterer Bedeutung ist als jene nach den directen Ursachen der Entstehung der Abschnitte. Wir haben bereits auf pag. 167 darauf hingewiesen, dass uns hierzu eventuell jene Ursachen den Weg zeigen können, welche die Gliederung eines Flüssigkeitscylinders zur Folge haben.

Noch auf einen Punkt möchte ich im Anschluss an Vorstehendes hinweisen: es ist dies die Thatsache, dass ich am ektodermalen Theile der Lithiumlarven niemals — selbst nicht, wenn dieselben einfache Exogastrulae waren — eine der Mundeinsenkung homologe Bildung beobachtet habe, obwohl mir viele Tausende von Larven zu Gesicht gekommen sind. Nur ein einziges Mal fand ich eine Lithiumlarve, welche am animalen Pole des Gastrulawandabschnittes einen dickwandigen Zapfen aufwies (Taf. 10 Fig. 41). Man könnte in diesem Falle daran denken, dass dieses Gebilde einer hypertrophisch entwickelten und nach außen angelegten Mundeinsenkung entspräche. Es ist jedoch auch möglich, dass wir in ihm einen hypertrophisch entwickelten Wimperschopf vor uns haben, wie ich sie im 2. Capitel meiner 1. Arbeit beschrieben habe. Mag von diesen beiden Möglichkeiten nun auch die erstere oder die letztere richtig sein, sicher ist — wie ich oben sagte — dass ich sonst an den äußerst zahlreichen Lithiumlarven kein Gebilde beobachtet habe, welches sich mit einer Mundeinsenkung vergleichen ließe. Das Lithium scheint demnach die Neigung zu haben, die Entstehung einer solchen zu unterdrücken. Darauf deuten auch jene Larven hin, welche sich trotz der Einwirkung des Lithium — mag dieselbe zu schwach gewesen sein oder zu spät begonnen haben oder endlich zu kurze Zeit angehalten haben — zu Entogastrulis entwickelten, meist aber auf diesem Stadium stehen blieben und keinen definitiven Mund erhielten, obwohl sich ihr Darm in 3 Theile gliederte und der Wimperring angelegt wurde. Anfangs neigte ich dazu, dieses Verhindern der Mundbildung darauf zurückzuführen, dass normalerweise die Entstehung der Mundeinsenkung auf vorläufig unbekannte Weise durch das Anlegen des Urdarmes ausgelöst wird[1] und demnach nicht vor

[1] Es sei hierbei daran erinnert, dass sich die Haustorien mancher parasitischer

sich gehen kann, wenn Letzteres unterbleibt, wie es ja bei allen Lithiumlarven der Fall ist und auch bisweilen bei Entogastrulis beobachtet wurde. Ich musste jedoch diese Anschauung aufgeben, da ich einige Male — wenn auch selten genug — sah, dass sich eine Mundeinsenkung bildete, obwohl sich der Urdarm nicht an die betreffende Stelle der Körperwand angelegt hatte, wie dies in den Fig. 38 und 39 der Fall ist. Die letztere von diesen beiden Larven stammt aus einer Lithiumcultur, welche auf 98 Theile Seewasser 2 Theile 3,7%ige Li Cl-Lösung enthielt, und in welche am 11. November 1892 freischwimmende Blastulae gebracht worden waren (Fig. 39), während die erstere (Fig. 38) sich aus einer Blastula entwickelt hatte, welche nach 18stündigem Aufenthalte in einem Gemisch von 3 Theilen Lithiumlösung und 97 Theilen Seewasser in reines Seewasser übergeführt worden war.

Wir wollen uns nun schließlich in diesem Capitel noch der Aufzählung der

individuellen Verschiedenheiten größeren Betrages

zuwenden, welche mir bei meinen Untersuchungen zur Beobachtung kamen. Wir waren im Laufe vorstehender Darstellung zu wiederholten Malen gezwungen, ganz besonders darauf hinzuweisen, wie sehr die Reactionsart der Eier von ihrer specifischen Beschaffenheit abhängig ist. Die Verschiedenheiten offenbarten sich namentlich zwischen den Eiern von differenten Weibchen und bestanden meist in einem abweichenden Verhalten derselben Reizstärke gegenüber. So konnten wir zwar feststellen, dass man aus Seeigeleiern Lithiumlarven dann im Großen und Ganzen zu erhalten erwarten darf, wenn man zu 97,5 Theilen Meerwasser 2,5 Theile 3,7%ige Li Cl-Lösung setzt; aber die Angabe war nicht von absolut bindender Kraft, denn es gab auch Fälle, wo diese Concentration bereits zu stark war und man schon bei Zusatz von 1,5 Theilen Lithiumlösung Abänderungen der Larvenform erhielt. Letzteres war z. B. in der Versuchsreihe der Fall, welche pag. 165 erwähnt wurde.

Wir wollen im Folgenden von den Verschiedenheiten in der Reaction

---

Pilze erst dann ausbilden, wenn sie mit der Nährpflanze oder überhaupt mit einem festen Gegenstand in Berührung kommen. Hier wird also die Bildung eines bestimmten Organs durch einen Contactreiz ausgelöst. Es ist wahrscheinlich, dass ähnliche Auslösungen in der Ontogenese der Thiere häufig eine Rolle spielen.

auf die gleiche Reizstärke absehen und nur solche beachten, welche auf morphologischem Gebiete liegen.

Hier hätte ich zunächst noch einmal an eine Erscheinung zu erinnern, die ich bereits in meiner 1. Arbeit pag. 473 mitgetheilt und in einer Cultur beobachtet habe, welche am 1. October 1891 angesetzt worden war. Der Urdarmabschnitt bekam nämlich hier bei einer Anzahl Larven 1 oder 2 seitliche Aussackungen, wie die in der Fig. 16 *d*, *f* und *h* meiner 1. Arbeit dargestellten Larven zeigen. Einen Grund für das Auftreten dieser Bildungen habe ich nicht auffinden können. Zwar wurden dieselben in einer Cultur beobachtet, zu welcher ausnahmsweise eine abweichende Methode verwendet worden war, aber ich habe Nachprüfungen auf dieselbe Weise angestellt und die seitlichen Säcke nicht wieder erhalten. Erwähnt sei noch, dass die Plutei der Controllcultur absolut keine abweichenden Merkmale aufwiesen.

An 2. Stelle will ich auf eine morphologische Eigenthümlichkeit zurückkommen, welche ich an Larven einer Versuchsreihe vom 6. December 1892 beobachtet und bereits oben pag. 159 erwähnt habe. Es entstand nämlich in 4 verschiedenen Culturen der betreffenden Versuchsreihe an dem vorgewölbten dickwandigen Mundfeld einer Anzahl Entogastrulae eine kleine dünnwandige Ausstülpung, welche im Laufe ihrer weiteren Ausbildung an Größe zunahm und sich schließlich von dem Larvenkörper abgliederte. In Fig. 21 ist eine Gastrula mit einer solchen Blase dargestellt. Dieselbe Erfahrung machte ich später noch einmal an Lithiumlarven, welche sich aus Blastulis entwickelt hatten, die 37 Stunden in einer Lithiummischung geblieben waren. Die Blase saß hier da, wo der Urdarmabschnitt in den Gastrulawandabschnitt überging, also an einer entsprechenden Stelle wie im vorigen Falle.

Von Interesse ist ferner die Beobachtung einer Anzahl Plutei mit 3 analen Armen mit Gitterstäben, wie sie sich in denselben Culturen vorfanden, in welchen die kleine dünnwandige Blase zum 1. Male beobachtet wurde. Das Beachtenswerthe hierbei ist der Umstand, dass sich der überzählige 3. Arm bei allen Larven auf derselben Seite befand, und dass in der Controllcultur auch nicht ein Pluteus mit 3 Gitterarmen zu sehen war. Jener Reiz, welcher vereint mit dem positiven Oxygenotropismus die Lage der Kalkbildner und somit auch der Fortsätze bestimmt, musste also in unserem Falle immer nur auf einer Seite und zwar stets auf derselben vorhanden gewesen sein. Warum freilich, das wissen wir nicht.

An die in Fig. 41 dargestellte Larve mit der zapfenförmigen Vorragung am animalen Pole des Gastrulawandabschnittes sei nur nebenbei noch einmal erinnert. Eben so sei schließlich im Vorübergehen noch einmal darauf hingewiesen, dass sich einmal in einer Seewassercultur von Lithiumlarven der Urdarmabschnitt in 3 anstatt wie gewöhnlich in 2 Theile gliederte (vgl. hierzu pag. 201).

Das Wichtigste an allen diesen individuellen Abweichungen scheint mir darin zu liegen, dass sich in den Culturen, welche zur Controlle für die die abweichenden Formen enthaltenden Versuche angesetzt worden waren, keine Larven mit augenfälligen morphologischen Abänderungen vorfanden. Durch den Aufenthalt im Lithium waren also specifische Eigenthümlichkeiten sichtbar gemacht worden, welche bei der Entwicklung in gewöhnlichem Seewasser nicht zur Wahrnehmung gekommen waren.

Im Anschluss hieran sei noch einmal an die Experimente erinnert, welche ich Ende März und Anfang April 1891 in Triest an *Echinus microtuberculatus* angestellt habe, und deren Resultate im 2. Capitel meiner 1. Arbeit niedergelegt sind. Die normale Entwicklung der Eier war damals genau dieselbe wie Anfang Mai des darauffolgenden Jahres, aber die Einwirkung von Chlorkalium war in beiden Fällen verschieden. Während ich nämlich das 1. Mal Gastrulae mit verdicktem, knopfartigem Wimperschopf erhielt, entwickelten sich das 2. Mal aus den Eiern nur Larven, welche zwar die innere Organisation eines Pluteus, aber nicht dessen typische Gestalt besaßen; Gastrulae mit verdicktem Wimperschopf erhielt ich nicht wieder. Auch hier war also eine specifische, an den in gewöhnlichem Seewasser entstandenen Larven nicht wahrnehmbare Eigenthümlichkeit durch das Chlorkalium sichtbar gemacht worden. Wir konnten in diesem Falle wahrscheinlich machen, dass sie durch die verschiedene Temperatur bedingt war, bei welcher die Eier reif geworden waren; für die oben angeführten morphologischen Schwankungen weiß ich jedoch keinen stichhaltigen Grund anzugeben.

6. Schlusscapitel.

1.

Der mit den Schriften von Roux und Weismann vertraute Leser wird bei der Lectüre der vorstehenden Capitel an verschiedenen Stellen gemerkt haben, dass manche der daselbst niedergelegten

Thatsachen in directem Widerspruche zu den Ansichten stehen, welche sich die beiden Forscher vom Wesen der Ontogenese gebildet haben. Es dürfte Angesichts der großen Bedeutung der betreffenden Frage zweckmäßig sein, noch einmal jene Thatsachen zusammenzustellen und etwas weiter auszuführen, wenn dies nicht bereits vorher geschehen war.

An erster Stelle muss ich hier noch einmal auf die Verlagerung der Pluteusfortsätze zu sprechen kommen, deren Bildung — wie ich bereits in meiner 1. Arbeit nachgewiesen habe — durch den Reiz ausgelöst wird, den die wachsenden Armstützen auf die betreffenden Stellen der Körperwand ausüben. Wird dieser Reiz auf künstlichem Wege unterdrückt, so werden keine Fortsätze gebildet, und man erhält so Larven, die zwar die innere Organisation eines Pluteus, aber nicht dessen charakteristische Fortsätze aufweisen. Bei meinen neuen Untersuchungen gelang es mir nun weiter, durch den Einfluss eines vorübergehenden Aufenthaltes in einer Lithiummischung sowohl an Gastrulawandabschnitten von Lithiumlarven als auch an Larven mit normalem Entodarm (Taf. 10 Fig. 36) eine Verlagerung der Kalknadeln und damit auch eine solche der Fortsätze herbeizuführen, wie oben pag. 193 ff. eingehend nachgewiesen wurde und an den Fig. 33—36 zu sehen ist. Wir haben also bewirkt, dass die Fortsatzbildung von anderen Stellen der Körperwand resp. des Wimperringes ausgeht, als dies im normalen Verlauf der Entwicklung der Fall ist. Daraus geht aber ohne Weiteres hervor, dass nicht diese oder jene Zellengruppe des Ektoderms von vorn herein zur Bildung eines Fortsatzes bestimmt ist, sondern dass hierzu eine jede fähig ist, wenn sie nur durch eine sich vorwärts schiebende Kalknadel den Anstoß dazu erhält.

Nun liegen zwar die Dreistrahler stets in der Nähe des Wimperringes, wo ein solcher überhaupt vorhanden ist, und man müsste in Folge dessen den obigen Schluss dahin einschränken, dass nur jede Zellengruppe des Wimperringes zur Bildung eines Fortsatzes fähig ist. aber diese Einschränkung wird durch die Thatsache unnöthig gemacht, dass auch an Stellen, wo kein Wimperkranz ist, ein Fortsatz hervorwachsen kann. Ein Beispiel hierfür liefert die in Fig. 24 dargestellte Larve, deren Gastrulawandabschnitt rechts einen breiten, von Gitterstäben gestützten Auswuchs aufweist. Letzterer ist ringsum von dünnem Plattenepithel bekleidet, aus welchem auch der übrige Theil des Gastrulawandabschnittes besteht. Mag der be-

treffende Fortsatz auch mehr einer passiven Ausstülpung als einem activen Auswachsen den Ursprung verdanken, so rührt dies doch nicht daher, weil ihm das idioplasmatische Material zur Fortsatzbildung abgeht, sondern ist einfach dadurch veranlasst, dass das dünne Plattenepithel im Vergleich zu den turgescenten Zellen des Wimperkranzes ein minimales Theilungs- und Wachsthumsvermögen besitzt.

Einen zweiten Beweis für die idioplasmatische Gleichwerthigkeit sämmtlicher Zellen des Ektoderms liefert die Entstehung des Wimperringes oder seines Homologons bei den Lithiumlarven von *Sphaerechinus granularis*. Betrachten wir eine Exogastrula, so müsste der Wimperring nach dem normalen Gang der Entwicklung entweder rechts oder links vom ausgestülpten Urdarm zu liegen kommen. Dies ist nun auch hier und da der Fall, aber es geschieht keineswegs immer, vielmehr ist die Lage des Wimperringes und seines Homologon — denn er kann durch eine wimpernde platten- oder kammförmige Epithelverdickung vertreten sein — bei den Lithiumlarven von *Sphaerechinus* sehr verschieden. In Fig. 15 und 22 haben wir z. B. einen wirklichen Wimperring an der richtigen Stelle vor uns, in Fig. 17 ist eine wimpernde plattenförmige Epithelverdickung am animalen Pole vorhanden, Fig. 7 weist eine kammartige schmale Epithelverdickung etwas rechts vom animalen Pole und Fig. 23 eine solche etwas links davon auf. In Bezug auf die beiden letzten Fälle befinden wir uns nun zwar im Ungewissen, ob die beiden kammförmigen Epithelverdickungen von Zellen gebildet worden sind, welche sich auch normalerweise am Aufbau des Wimperringes betheiligt haben würden, dagegen scheint es mir vollkommen sicher, dass zur Bildung der anomalen Wimperplatte der in Fig. 17 dargestellten Larve auch Zellen beigetragen haben, welche den normalen Wimperring nicht mit hätten bilden helfen.

Noch deutlicher als durch vorstehendes Beispiel wird die idioplasmatische Gleichwerthigkeit sämmtlicher Ektodermzellen durch die Verlagerung des Wimperringes bei den Lithiumlarven von *Echinus microtuberculatus* demonstrirt. Legte sich derselbe in normaler Lage an, so müsste er die Lage des dunkel schraffirten Bandes in Fig. 44 einnehmen, was aber nach meinen Erfahrungen nie der Fall ist. Er zieht sich nämlich stets um den unteren Theil des Gastrulawandabschnittes herum und hat sich desshalb im Vergleich zur eigentlichen Lage um etwa 90° gedreht. Es leuchtet sofort ein, dass in Folge dessen der größte Theil des Wimperringes von ganz anderen Zellen gebildet worden ist, als dies

im normalen Verlauf der Entwicklung geschehen wäre, denn nur jene Zellen hätten sich in beiden Fällen an der Bildung des Wimperkranzes betheiligt, welche da liegen, wo sich die beiden schraffirten Bänder schneiden. Die Verlagerung des Wimperringes an den an den Urdarmabschnitt resp. das Verbindungsstück angrenzenden Theil des Gastrulawandabschnittes ist auf den Fig. 19 und 20 dieser Arbeit und noch besser auf den Fig. 15*b* und 17 *a—g* meiner 1. Arbeit zu sehen. Die meisten dieser Larven sind derart entstanden, dass sich die entodermale Theilungs- und Wachsthumszone über einen weit größeren Bezirk der Blastulaoberfläche ausgedehnt hat, als dies bei der normalen Gastrulation der Fall ist. Die Folge hiervon ist, dass Zellen, welche im eigentlichen Verlauf der Entwicklung sich an der Bildung des Wimperringes betheiligt haben würden, den histologischen Charakter von Entodermzellen angenommen haben.

Haben wir bis jetzt nur von der idioplasmatischen Gleichwerthigkeit sämmtlicher Zellen des Ektoderms oder des Gastrulawandabschnittes gesprochen, so folgt aus letzterer Thatsache, dass in idioplasmatischer Hinsicht auch kein scharfer Unterschied zwischen den Zellterritorien besteht, welche das Ekto- und Entoderm und ihre Derivate liefern[1], denn wir vermögen ja Zellen, die Ektoderm hätten bilden sollen, zur Annahme des Entodermcharakters zu nöthigen. Noch deutlicher wird dies hervortreten, wenn wir uns schließlich noch überlegen, welche Umwandlung die Bestimmung oder prospective Bedeutung der verschiedenen Zellenterritorien an einer Lithiumlarve mit ganz rudimentärem ektodermalen Abschnitt erfahren hat. In Fig. 45 ist eine solche Lithiumlarve von *Sphaerechinus granularis* schematisch dargestellt. Da der kleine Gastrulawandabschnitt derselben dem animalen Pole der Blastula, das freie Ende des Urdarmabschnittes dagegen dem vegetativen entspricht, so liegt sofort auf der Hand, dass der Bezirk *ud* des letzteren in der normalen Entwicklung den Urdarm geliefert haben würde. Nehmen wir an, er hätte sich an die rechte Seite der Gastrulawand angelegt, so hätte der Wimperring die Lage des schraffirten Bandes *wr* eingenommen. Die Mundöffnung hätte sich sodann innerhalb des letzteren in der Nähe des animalen

[1] Zu dem gleichen Resultat ist auch Driesch durch seine neuesten Untersuchungen geführt worden, welche er unten pag. 232 ff. mittheilt.

Poles bei *me* einsenken müssen; bei *af* wären die langen analen, bei *of* die kurzen oralen Arme des Pluteus hervorgesprosst, und das Zellenterritorium *sp* hätte die Spitze des letzteren geliefert. Alles dies ist aber nicht eingetreten, sondern wir haben durch einen künstlichen Eingriff alle diese Zellenbezirke zur Annahme des histologischen Charakters des Entoderms veranlasst. Hätten wir dieselbe Blastula, welche der in Fig. 45 schematisch dargestellten Larve den Ursprung gegeben hat, gleich nach ihrer Bildung vor dem Verlassen der Eihülle aus der Lithiummischung genommen und in reines Seewasser übergeführt, so hätten sich die verschiedenen Zellterritorien in der oben bezeichneten Weise ausgebildet, anstatt sämmtlich an der Bildung des entodermalen Urdarmabschnittes Theil zu nehmen.

Aus diesen Thatsachen geht nun aber zur Evidenz hervor, dass weder die Bildung des Entoderms noch die des Wimperringes noch endlich die der Pluteusfortsätze an bestimmte Zellen gebunden ist, sondern dass verschiedene Theile der Blastula hierzu das Material liefern können. Die Zellen der letzteren sind also idioplasmatisch vollkommen gleichwerthig.

Im Gegensatz hierzu soll nach Roux (12—14) und Weismann (17) durch die Furchung das Kernmaterial, in welchem sie das wesenbestimmende Element der Zelle sehen, durch die indirecte Kerntheilung qualitativ so vertheilt werden, dass die verschiedenen Zellterritorien der Blastula ausschließlich das Anlagematerial für ganz bestimmte Organe des Embryos enthalten, wenn wir von den hilfsweise zur Erklärung der Regenerations- und Knospungserscheinungen angenommenen »Nebenidioplasmen« absehen. Nach den Resultaten unserer Untersuchungen erweist sich diese Anschauung vom Wesen der Ontogenese bei den Echiniden als falsch.

Somit wären wir — von ganz anderen Untersuchungen ausgehend — schließlich zu demselben Resultate gelangt, zu welchem Driesch (3—5) durch seine Theilungs- und Druckversuche gekommen ist, denn nach denselben hat es sich herausgestellt, dass die Furchung ein idioplasmatisch gleichartiges Material schafft[1].

[1] Obgleich die am Frosch- und Ctenophorenei angestellten Versuche dem obigen Satze zu widersprechen scheinen, so glaube ich doch nicht, dass in Bezug auf das Wesen der Ontogenese zwischen Frosch und Ctenophore einerseits und Seeigel, Ascidie und *Amphioxus* andererseits ein principieller Unterschied bestehen kann. Wie die scheinbar widersprechenden Thatsachen eventuell unter einen Hut zu bringen sind, hat Driesch (4) in einem Aufsatze im biologischen

Das Aufdecken dieser Thatsache führte natürlich zugleich zu den Fragen, welche Bedingungen denn nun eigentlich veranlassen, dass von dem idioplasmatisch gleichartigen Material ein Zellencomplex normalerweise den Urdarm und seine Derivate, ein anderer den Wimperschopf, ein dritter den Wimperring, ein vierter die Mundeinsenkung etc. liefert, kurz dass Richtung in das Anfangs Richtungslose hineinkommt. Oben pag. 190 hatten wir zwar wahrscheinlich zu machen versucht, dass die Entstehung des Urdarmes durch Resorption und Zurückhaltung von Salzen durch die Zellen der Entodermbildungszone verursacht wird, aber es bleibt hierbei selbstverständlich die Frage offen, welche Umstände die Aufnahme von Salzen aus dem Meerwasser durch eine beschränkte Anzahl von Zellen bedingen. Nur für eine einzige Organbildung haben wir bis jetzt mit Sicherheit das auslösende Moment aufdecken können: es ist dies die Entstehung der Pluteusfortsätze, deren Auswachsen durch den Reiz bedingt wird, welchen die sich vergrößernden und vorwärtsschiebenden Kalknadeln auf die betreffenden Stellen der Körperwand ausüben. Es bleibt späteren Forschungen vorbehalten, für die Entstehung eines jeden Organs das veranlassende Moment aufzusuchen[1].

2.

Bevor ich meine Untersuchungen ganz abschließe, will ich einen nahe liegenden Gedanken zur Sprache bringen, der vielleicht jedem Leser meiner Arbeiten aufgestoßen sein mag. Es handelt sich nämlich um die Frage, was wohl aus den Lithiumlarven werden würde, wenn es gelänge, sie weiter zu züchten.

Als ich in meiner 1. Mittheilung von den merkwürdigen Larven sprach, welche zwar die Lithiumorganisation besaßen, daneben aber auch eine verschieden große Darmeinstülpung am Ende des Urdarmabschnittes aufwiesen (vgl. Fig. 19 u. 20), welche nachträglich in die Länge wuchs, sich häufig bis in den Gastrulawandabschnitt hinein erstreckte und einmal sogar einen Mund bekam, hielt ich es

Centralblatte plausibel zu machen versucht, auf welchen hiermit verwiesen sein möge.

[1] Allgemeine Erörterungen über die Richtungsbestimmung im richtungslos erscheinenden Keim hat Driesch unten pag. 239 ff. angestellt. Dort wird man außerdem allgemeine Betrachtungen über die veranlassenden Momente der Organbildung vorfinden.

für möglich, dass aus einer solchen Larve durch allmähliches Zurückziehen des Urdarmabschnittes und des Verbindungsstückes schließlich doch noch eine Larve mit normalem Pluteusdarm hervorgehen könnte[1]. Selbstverständlich wäre dies nur dann möglich, wenn der Gastrulawandabschnitt groß genug ist, um ein Zurückziehen der beiden Theile in sein Inneres überhaupt zu erlauben. Der Vorgang wäre demnach z. B. bei den Larven in den Fig. 6, 7, 12, 18, 19, 20, 22, 27 etc. ein Ding der Unmöglichkeit. In welcher Richtung würden sich nun wohl diese Larven weiter entwickeln, falls es gelänge, sie am Leben zu erhalten? Dass aus ihnen noch ein Pluteus entstände, ist vollkommen ausgeschlossen, dagegen ist die Möglichkeit nicht zu bestreiten, dass irgend ein wurmartiges Thier das Endresultat sein könnte. Pflanzte sich dasselbe dann noch fort und schlügen seine Eier auch in den alten Bedingungen, d. h. in gewöhnlichem Seewasser nicht wieder den normalen Entwicklungsgang der Seeigel ein, so würde auf experimentellem Wege die Möglichkeit von Descendenz und zwar von einer sprungweisen bewiesen sein. Ob es jemals gelingen wird, diese hochwichtige Thatsache durch die künstliche Veränderung der chemischen Zusammensetzung des umgebenden Mediums zu Tage zu fördern, lässt sich weder mit Bestimmtheit verneinen, noch mit solcher behaupten. Es giebt jedoch eine Thatsache, welche uns vielleicht in dem Glauben bestärken könnte, dass es einst gelingen könne, auf die angedeutete Weise die Möglichkeit von sprungweiser Descendenz zu beweisen: es ist dies die Auffindung der *Salinella* in einer Lösung von Salinensalz[2] in Argentinien. Als ich von der Frenzel'schen Entdeckung hörte, war ich gerade mit meinen ersten Lithiumversuchen beschäftigt, und es stieg in mir in Folge dessen der Gedanke auf, dass die Form aus dem befruchteten Ei irgend eines Thieres plötzlich entstanden sei, welches zufällig in die betreffende Lösung gekommen war. Leider finden wir bei Frenzel keine Angabe über die chemische Zusammensetzung des Salinenwassers, und noch mehr ist zu bedauern, dass er keine Experimente daraufhin angestellt hat, ob die Entwicklung der *Salinella* eventuell durch die Verminderung des Salzgehaltes der Flüssigkeit wieder in andere Bahnen gelenkt werden kann.

---

[1] Eine solche Larve wäre freilich dann immer noch kein vollständiger Pluteus, da ihr die Cölomsäcke und die Fortsätze fehlen würden.

[2] In die Lösung war außerdem zufällig eine sehr geringe Quantität einer stark verdünnten Jodlösung gerathen.

Gesetzt den Fall, es gelänge einmal auf dem von mir betretenen Wege, eine neue Form zu züchten, welche sich auch unter den alten Bedingungen in der künstlich modificirten Weise entwickelte, so würde mit dieser wichtigen Entdeckung zugleich das neue ungeheure Räthsel zu Tage gefördert werden, welche Veränderungen das Idioplasma der Eier des betreffenden Thieres erfahren haben muss, damit sich die künstlich hervorgerufenen morphologischen Veränderungen auch in den alten Bedingungen, d. h. in gewöhnlichem Seewasser constant erhalten und vererben können. Eine zweite Frage von untergeordneter Bedeutung wäre sodann die, in welchem Maße sprungweise Descendenz bei der Entstehung der organischen Formenmannigfaltigkeit mitgewirkt hat.

Endlich möchte ich noch auf einen anderen Punkt zu sprechen kommen, welcher mir in descendenztheoretischer Hinsicht von Interesse zu sein scheint.

Wir haben gesehen, dass die Eier von einem und demselben Weibchen vermöge ihrer individuellen Verschiedenheit auf dieselbe Stärke des einwirkenden Agens in ganz verschiedenem Grade reagiren. So kann es z. B. vorkommen, dass sich in derselben Lithiumcultur neben bloßen Exogastrulis auch Lithiumlarven mit weit größerem Urdarmabschnitt, ja sogar mit einem ganz minimalen Ektodermtheil vorfinden. Fände einer unserer gegenwärtigen Zoologen diese verschiedenen Formen auf, ohne von den Ursachen ihrer Entstehung etwas zu wissen, so würde er sie in eine ununterbrochene Reihe ordnen, er würde mit der Exogastrula beginnen, daran die Formen mit immer kleinerem Gastrulawandabschnitt anreihen und mit der Holoentoblastia schließen, falls ihm auch eine solche unterlaufen sollte. Froh über diese schöne Entdeckung einer so vollständigen Formenreihe, würde er dann der Sitte gemäß einen Stammbaum entwerfen, nach welchem die Holoentoblastia sich, durch verschiedene Zwischenstadien verbunden, von der Exogastrula und diese hinwiederum von einer gewöhnlichen Entogastrula ableitet. Die nöthigen Redensarten, wesshalb eine Vergrößerung der Urdarmbildungszone und eine Flächenentfaltung nach außen »zweckmäßig« gewesen wäre, würden sich auch unschwer auffinden lassen, und so hätten wir dann nicht nur einen schönen Stammbaum vor uns, sondern sein Zustandekommen wäre auch vermittels des Darwinismus »mechanisch« erklärt. Wer mit unserer phylogenetischen Methode nur einigermaßen vertraut ist, wird diese Auseinandersetzungen als folgerichtig anerkennen müssen.

Das Verkehrte, welches damit zu Tage gefördert worden wäre, liegt in unserem Falle ohne Weiteres auf der Hand, denn unsere Formenreihe verdankt keiner Descendenz ihren Ursprung, sondern erklärt sich einfach dadurch, dass die individuell verschiedenen Eier auf dieselbe Reizstärke in verschiedenem Grade in derselben Richtung reagirt haben. Wegen der thatsächlich vorhandenen Abstufung im Reactionsvermögen muss also nothgedrungen eine Abstufung in der Reaction zu Tage gefördert werden. Hieraus ergiebt sich folgender Schluss: eine durch bloße Vergleichung ausgewachsener Formen zusammengestellte Formenreihe ist — auch wenn sie noch so vollständig ist — noch lange kein Beweis dafür, dass die betreffenden Formen in der einen oder anderen Richtung von einander abstammen; die Reihe kann einfach dadurch zu Stande gekommen sein, dass verschiedene Individuen auf dieselbe Reizstärke, die eine Veränderung in einem bestimmten Sinne zur Folge hat, in verschiedenem Grade reagirt haben. Nur dann kann die Descendenz der Reihe wahrscheinlich gemacht werden, wenn zu der bloßen Reihenfolge noch ein anderes Moment hinzukommt, wenn z. B. die verschiedenen Stadien in auf einander folgenden geologischen Schichten gefunden werden (z. B. Pferd).

Nicht um für eine sprungweise Entwicklung Propaganda zu machen, habe ich Vorstehendes niedergeschrieben, sondern nur um vor der Einseitigkeit zu warnen, dass ununterbrochene Reihen ohne Weiteres einen allmählichen Entwicklungsgang der organischen Welt beweisen.

Die Untersuchungen zu vorstehender Arbeit wurden vom October 1892 bis Ende April 1893 an der Zoologischen Station in Neapel angestellt. Es sei mir gestattet, der Königlich Preußischen Akademie der Wissenschaften in Berlin für die gütige Überlassung eines Arbeitsplatzes, der vortrefflichen Leitung und sämmtlichen Herren Angestellten der Station für ihren hilfreichen Beistand hiermit meinen ergebensten Dank abzustatten.

Neapel, Zoologische Station, im Mai 1893.

Litteraturverzeichnis.

1. Dreyer, Friedrich, Ziele und Wege biologischer Forschung beleuchtet an der Hand einer Gerüstbildungsmechanik. Jena 1892.
2. Driesch, Hans, Die mathematisch-mechanische Betrachtung morphologischer Probleme der Biologie. Jena 1891.
3. —— Entwicklungsmechanische Studien I—VI. in: Zeit. Wiss. Z. 53. und 55. Bd. 1891 und 1892.
4. —— Zur Theorie der thierischen Formbildung. in: Biol. Centralbl. 13. Bd. 1893.
5. —— Entwicklungsmechanische Studien VII—X: unten p. 221 ff.
6. Frenzel, J., *Salinella salve* nov. gen. nov. sp., ein vielzelliges infusorienartiges Thier (Mesozoon). in: Arch. Naturg. 58. Jahrg. 1891.
7. Herbst, Curt, Experimentelle Untersuchungen etc. 1. Theil. Versuche an Seeigeleiern. in: Zeit. Wiss. Z. 55. Bd. 1892.
8. Hertwig, O. & R., Über den Befruchtungs- und Theilungsvorgang des thierischen Eies unter dem Einfluss äußererer Agentien. in: Jena. Zeit. Naturw. 20. Bd. 1887.
9. Hertwig, O., Experimentelle Studien am thierischen Ei vor, während und nach der Befruchtung. in: Jena. Zeit. Naturw. 24. Bd. 1890.
10. —— Die Zelle und die Gewebe. 1. Bd. Jena 1892.
11. Korschelt, E., Über die Bildung des mittleren Keimblattes bei den Echinodermen. in: Z. Jahrb. Abth. Morph. 3. Bd. 1889.
12. Roux, W., 5. Beitrag zur Entwicklungsmechanik des Embryo. in: Arch. Path. Anat. 114. Bd. 1888.
13. —— Über das entwicklungsmechanische Vermögen jeder der beiden ersten Furchungszellen des Eies. in: Verh. Anat. Ges. 6. Vers. Wien 1892.
14. —— 7. Beitrag zur Entwicklungsmechanik des Embryo. in: Anat. Hefte 1. Abth. 2. Bd. 1893.
15. Selenka, E., Die Keimblätter der Echinodermen. Wiesbaden 1883.
16. Théel, Hj., On the development of *Echinocyamus pusillus*. Upsala 1892.
17. Weismann, A., Das Keimplasma. Jena 1892.

Erklärung der Abbildungen

auf Tafel 9 und 10.

af Analfortsätze
blc Blastocoel
blved blasige Vorstülpung des Enddarmes
de Darmeinstülpung am Ende des Urdarmabschnittes
dwbl dünnwandige Blase am Urmundfeld
ed Enddarm
eh Eihaut
ewr eigentliche Lage des Wimperringes
ga Gastrulawandabschnitt = ektodermaler Theil
gst Gitterstäbe
kamz kugelige Anhäufung von Mesenchymzellen
kapz kugelige Anhäufung von Pigmentzellen
kb Kalkbalken
ke Kerne
kg Kalkgerüst

kn Kalknadeln
kob Korbbalken des Kalkgerüstes
m Mund
md Munddarm
me Mundeinsenkung
mz Mesenchymzellen
of Oralfortsätze
pz Pigmentzellen
sp Zellenterritorium, welches die Spitze des Pluteus hätte bilden sollen
ua Urdarmabschnitt = entodermaler Theil
uaI, uaII, uaIII erster, zweiter, dritter Theil des Urdarmabschnittes
ud Urdarm
v Vacuolen
vd Vorderdarm
vp vegetativer Pol
vst Verbindungsstück
vuf dickwandige Vorwölbung des Urmundfeldes
wr Wimperring
ws Wimperschopf
zpf zapfenförmiger Fortsatz am Gastrulawandabschnitt
zr Zellenrosette am Ende des Urdarmabschnittes.

Sämmtliche Figuren beziehen sich — wenn nicht das Gegentheil angegeben ist — auf *Sphaerechinus granularis.*

Tafel 9.

Die Figuren 1—7 bringen den typischen Entwicklungsgang der Lithiumlarven zur Anschauung. Die Figuren 6 und 7 sind desshalb etwas kleiner als die Figuren 4 und 5, weil sie einer anderen Cultur entstammen.

Fig. 1. So eben gebildete Blastula aus einer Cultur vom 16. März 1893. Zeiss Obj. C. Oc. II. Zeichenapparat.

Fig. 2. Der Eihülle entschlüpfte Blastula aus derselben Cultur, gezeichnet am 17. März 1893. Dieselbe Vergrößerung. Man beachte das kleine Blastocoel.

Fig. 3. Blastula aus derselben Cultur, in der Mesenchymbildung begriffen. Der vegetative Pol ist frei von Vacuolen. Die gleiche Vergrößerung.

Fig. 4. In die Länge gestreckte Blastula aus einer Lithiumcultur vom 12. November 1892, gezeichnet am 14. November Nachmittags. Der animale Pol besteht noch aus vacuoligen Zellen. Man erkennt bereits die beiden primären Abschnitte der Lithiumlarve. Der ektodermale hat längere und weiter von einander entfernte Wimpern als der entodermale. Das Gefäß enthielt 980 ccm Seewasser + 20 ccm 3,7%ige LiCl-Lösung. Zeiss Obj. C. Oc. II. Zeichenapparat.

Fig. 5. Larve aus derselben Cultur wie Fig. 4. Gezeichnet am 15. November Nachmittags. Gastrulawand und Urdarmabschnitt beginnen sich durch eine Einschnürung von einander abzugliedern. Dieselbe Vergrößerung. Zeichenapparat.

Fig. 6. Larve aus einer Lithiumcultur vom 12. März 1893, gezeichnet am 17. März mit Zeiss Obj. C. Oc. II und Zeichenapparat. Das Gefäß enthielt 390 ccm Seewasser + 10 ccm 3,7%ige LiCl-Lösung. *ga* und *ua* haben sich von einander abgegliedert.

Fig. 7. Larve aus derselben Cultur wie Fig. 6, gezeichnet am 18. März bei derselben Vergrößerung und mit Zeichenapparat. Das Verbindungsstück *vst* hat sich durch secundäres Auswachsen aus der ektodermalen Blase gebildet. An letzterer außerdem eine wimpernde Epithelverdickung (Homologon des Wimperringes) vorhanden.

Fig. 8. Eine der Fig. 2 ähnliche Blastula aus einer Lithiumcultur, gezeichnet im optischen Durchschnitt. Man sieht die vacuolige Beschaffenheit der Wandung. Zeiss D*. Oc. II. Zeichenapparat.

Fig. 9. Blastula aus derselben Cultur, welche in der Mitte zwischen Fig. 2 und 3 steht. Der vegetative Pol und einige Zellen an der Seite sind frei von Vacuolen. Vergrößerung etc. wie bei Fig. 8.

Fig. 10. Blastula aus einer Controllcultur, welche zum Vergleich mit der vorhergehenden dienen soll. Man sieht die vacuolige Beschaffenheit der Wandung, die merkwürdige Anordnung der Zellen um den vegetativen Pol herum und die Mesenchymgrube Selenka's.

Fig. 11. Lithiumlarve, welche sich aus einer Blastula entwickelt hat, die 23 Stunden in einer Mischung von 1950 ccm Seewasser und 50 ccm 3,7%iger LiCl-Lösung geblieben war. Versuch am 19. November 6 Uhr Abends begonnen, Larve am 22. November Nachmittags mit Zeiss Obj. C. Oc. II und Zeichenapparat gezeichnet.

Fig. 12. Lithiumlarve mit kleinem Gastrulawandabschnitt (*ga*) aus einer Cultur vom 12. November 1892, gezeichnet am 16. November Vormittags mit Zeiss Obj. C. Oc. II und Zeichenapparat. Das Culturgefäß enthielt 970 ccm Seewasser und 30 ccm 3,7%ige LiCl-Lösung.

Fig. 13. Lithiumlarve mit knopfartigem Gastrulawandabschnitt aus einer Cultur vom 6. März 93, gezeichnet am 11. März 1893 bei der gleichen Vergrößerung etc. wie Fig. 12. Das Culturgefäß enthielt 390 ccm Seewasser und 10 ccm 3,7%ige LiCl-Lösung.

Fig. 14. Holoentoblastia aus derselben Cultur wie Fig. 12, gezeichnet an demselben Tage mit derselben Vergrößerung etc.

Fig. 15. Lithiumlarve, welche sich aus einer 18 Stunden alten Blastula entwickelt hatte, die nachträglich in eine Mischung von 98 Theilen Seewasser und 2 Theilen 3,7%iger LiCl-Lösung gebracht worden war. Eier am 8. November 4 Uhr befruchtet; Blastula am 9. November 10 Uhr in die Lithiummischung gebracht; Larve am 18. November Nachmittags mit Zeiss Obj. C. Oc. II und Zeichenapparat gezeichnet. Am Gastrulawandabschnitt ist ein Wimperring vorhanden. Der Urdarmabschnitt ist bereits kürzer geworden, indem er einen Theil abgeschnürt hat.

Fig. 16*a*. Theil der Wand einer Blastula, welcher die Größe und Entfernung der Kerne zeigen soll. Fig. 16*b*. Theil eines Urdarmabschnittes einer Lithiumlarve, um die Größe und Entfernung der Kerne zu demonstriren. Zeiss Obj. E. Ob. II. Zeichenapparat.

Fig. 17. Exogastrula, gezeichnet nach einem Präparat mit Zeiss Obj. C. Oc. II und Zeichenapparat. Fixirt mit Alcohol 90%, gefärbt mit Mayer'schem Carmin.

Fig. 18. Lithiumlarve mit kleinem ektodermalen Theil. Dieselbe Vergrößerung und Behandlung. Man sieht in beiden Figuren, dass die Kernvermehrung am freien Ende des Urdarmabschnittes am lebhaftesten ist.

Fig. 19. Lithiumlarve von *Echinus microtuberculatus*. Dieselbe hatte sich aus einer so eben gebildeten Blastula entwickelt, welche nach 10stündigem Aufenthalt in einer Lithiummischung aus 97,5 Theilen Seewasser und 2,5 Theilen 3,7%iger LiCl-Lösung in reines Seewasser übergeführt worden war. Beachtenswerth ist — abgesehen von den kugeligen Anhäufungen von Mesenchym- und Pigmentzellen — die Darmeinstülpung

am Ende des Urdarmabschnittes. Letzterer war contractil geworden. Zeiss Obj. C. Oc. II. Zeichenapparat.

Fig. 20. Eine ähnliche Larve aus derselben Cultur. Während die in Fig. 19 dargestellte Larve die Fähigkeit der Kalkabsonderung wiedererlangt hatte, haben sich im Gastrulawandabschnitt dieser Larve keine Kalknadeln gebildet. Sonst Alles gleich.

Fig. 21. Entogastrula mit nachträglicher Vorwölbung des Urmundfeldes und daran sitzender kleiner dünnwandiger Blase, welche sich durch Ausstülpung gebildet hat. Die Larve hat sich aus einem abgefurchten, in der Bildung der Blastula begriffenen Ei entwickelt, welches nach 12stündigem Aufenthalte in einer Lithiummischung von 97 Theilen Seewasser und 3 Theilen 3,7%iger LiCl-Lösung in reines Meerwasser übergeführt worden war. Zeiss Obj. C. Oc. II. Zeichenapparat.

Fig. 22. Nach einem Präparat gezeichnete Lithiumlarve. Fixirt mit Alkohol 90%, gefärbt mit Mayer'schem Carmin. Der Urdarmabschnitt beginnt sich durch eine Einschnürung in zwei Theile zu gliedern, von denen der Endtheil der kleinere wird. Man sieht an dem Reichthum der Kerne des letzteren, dass in ihm eine energischere Vermehrung der Kerne stattgefunden hat. Der Wimperring ist hier ungefähr in normaler Lage angelegt worden. Zeiss Obj. C. Oc. II. Zeichenapparat.

Fig. 23. Larve aus einer Seewassercultur von Lithiumlarven. Die Eier waren am 12. November 5½ Uhr in ein Gefäß mit 980 ccm Seewasser und 20 ccm 3,7%iger LiCl-Lösung gebracht, am 14. November 2¾ Uhr demselben als langgestreckte Blastulae entnommen und in reines Seewasser übergeführt worden. Die Larve wurde am 16. November Nachmittags gezeichnet mit Zeiss Obj. C. Oc. II und Zeichenapparat. Der Urdarmabschnitt hat sich in zwei gleich große Theile gegliedert. Im Gastrulawandabschnitt hat sich ein anormales Kalkgerüst angelegt. Die gegitterten Armstützen wachsen nach oben anstatt nach der Seite.

Fig. 24. Lithiumlarve aus einer Seewassercultur. Die langgestreckten Blastulae waren nach 40stündigem Aufenthalt in einer Lithiummischung von 1950 ccm Seewasser und 50 ccm 3,7%iger LiCl-Lösung am 21. November Vormittags in reines Seewasser übertragen worden. Die Larve wurde am 23. November Nachmittags bei derselben Vergrößerung wie Fig. 23 gezeichnet. Der Urdarmabschnitt hat sich durch eine Einschnürung in 2 Theile gegliedert, von denen der Endabschnitt der größere ist.

Tafel 10.

Fig. 25. Lithiumlarve aus derselben Cultur wie Fig. 24. Gezeichnet an demselben Tage bei derselben Vergrößerung. Das Kalkskelett ist im Gastrulawandabschnitt nur schwach entwickelt, dagegen ist auch im Urdarmabschnitt ein Dreistrahler gebildet worden. Letzterer hat sich durch eine Einschnürung in 2 Theile gegliedert, von denen der Endabschnitt der größere ist.

Fig. 26. Eine ähnliche Larve aus derselben Cultur. Dieselbe Vergrößerung. Der Anfangstheil des Urdarmabschnittes hat sich hier vollständig von dem Endtheil losgeschnürt. Das Verbindungsstück fehlt noch, ist aber bereits durch eine Verdickung des Endes des Gastrulawandabschnittes angedeutet. Im Urdarmabschnitt ebenfalls ein kleiner Dreistrahler vorhanden.

Fig. 27. Lithiumlarve mit einem rudimentären Gastrulawandabschnitt aus einer Seewassercultur. Die Blastulae waren nach 48½stündigem Aufenthalt in einer Lithiummischung von 970 ccm Seewasser und 30 ccm 3,7%iger LiCl-Lösung am 3. December Vormittags in reines Seewasser übertragen worden. Die Larve wurde am 6. December mit Zeiss Obj. C. Oc. II und Zeichenapparat gezeichnet. Der Urdarmabschnitt will sich in zwei Theile gliedern, von denen der Anfangstheil der kleinere werden wird.

Fig. 28. Pluteus mit dreigliedrigem Exodarm aus einer Seewassercultur. Die Eier waren 10½ Stunden lang in einer Lithiummischung von 97,5 Theilen Seewasser und 2,5 Theilen 3,7%iger LiCl-Lösung geblieben — sie hatten sich während dieser Zeit in etwa 64 Zellen getheilt — und dann am 8. März Abends in reines Seewasser übergeführt worden. Gezeichnet am 12. März Nachmittags mit Zeiss Obj. C. Oc. II und Zeichenapparat. Der Gastrulawandabschnitt der Exogastrula hat sich in normaler Weise weiter entwickelt und die Form eines Pluteus angenommen.

Fig. 29. Pluteus mit blasig aus dem After hervortretendem Enddarm. Die Larve stammt aus einer Seewassercultur, deren Blastulae 18½ Stunden in einer Mischung von 985 Theilen Seewasser und 15 Theilen 3,7%iger LiCl-Lösung geblieben und dann in reines Seewasser übergeführt worden waren. Gezeichnet am 17. November 1892 ohne Zeichenapparat.

Fig. 30. Larve mit im Auswachsen begriffenem kurzem Urdarmabschnitt. Sie stammt aus einer Mischung von 487½ ccm Seewasser und 12½ ccm 3,7%iger LiCl-Lösung, in welche am 30. Januar 1893 Blastulae, die meist noch in der Eihülle waren, gebracht worden waren. Gezeichnet am 4. Februar Nachmittags mit Zeiss Obj. C. Oc. II und Zeichenapparat.

Fig. 31. Exogastrula aus derselben Cultur, gezeichnet an demselben Tage, mit derselben Vergrößerung etc. Die Wandung des Exo-Urdarmes ist dicker als die eines gewöhnlichen Urdarmes.

Fig. 32. Lithiumlarve mit normalem Kalkskelett im Gastrulawandabschnitt. Es sind mehr als 2 Dreistrahler gleich von vorn herein angelegt worden. Der Urdarmabschnitt weist 3 Theile auf. Das Verbindungsstück ist halb in den ektodermalen Theil zurückgestülpt. Wimperring ist angelegt. Die Larve wurde auf folgende Weise erhalten. Am 27. Februar 1 Uhr 20 Min. wurden befruchtete Eier in 1000 ccm Seewasser und 50 ccm 3%ige LiCl-Lösung gebracht. Am 1. März wurden aus der Mischung Larven, die in der Exo- und Entogastrulation begriffen waren, in reines Seewasser übergeführt. Die Larve wurde am 6. März Nachmittags gezeichnet. Zeiss Obj. C. Oc. II. Zeichenapparat.

Fig. 33. Gastrulawandabschnitt einer Lithiumlarve aus derselben Cultur, gezeichnet an demselben Tage bei derselben Vergrößerung. Der Urdarmabschnitt hat sich bei *a* losgelöst. Die beiden Fortsätze *af* sollten an den mit + markirten Stellen liegen.

Fig. 34. Gastrulawandabschnitt einer Lithiumlarve aus derselben Cultur mit drei Gitterfortsätzen. Die Arme *af* sollten eigentlich an den mit + markirten Stellen liegen. Gezeichnet an demselben Tage mit der gleichen Vergrößerung.

Fig. 35. Gastrulawandabschnitt mit 4 Gitterfortsätzen. Es haben sich 5 Dreistrahler angelegt, aber nur von 4 ist die Bildung von Gitterfortsätzen

ausgegangen. Gezeichnet ebenfalls am 6. März 1893 mit Zeiss Obj. C. Oc. II und Zeichenapparat.

Fig. 36. Wie ein Suppenteller flacher Pluteus mit 5 Gitterfortsätzen aus derselben Cultur wie die Fig. 32—35. Man sieht auf das Mundfeld. Gezeichnet am 10. März Nachmittags mit der gleichen Vergrößerung wie die vorhergehenden Figuren.

Fig. 37*a* und *b* Lithiumlarven, *c* isolirter Gastrulawandabschnitt von *Strongylocentrotus lividus*. In *b* sind 3, in *c* sogar 5 Kalkbalken vorhanden. Die Blastulae, aus denen sich die betreffenden Larven entwickelt haben, waren 18 Stunden in einer Mischung von 1925 ccm Seewasser und 75 ccm 3,7%iger LiCl-Lösung geblieben und dann am 3. November in reines Seewasser übergeführt worden. Gezeichnet am 9. November ohne Zeichenapparat.

Fig. 38. Larve mit kurzem, mit einer Einstülpung versehenem Urdarmabschnitt und einer Mundeinsenkung. Die Gitterstäbe sollten eigentlich zu den Seiten des Urdarmabschnittes liegen, während sie sich rechts und links von der Mundeinsenkung befinden. Gezeichnet ohne Zeichenapparat am 19. November 1892. Die Larve hatte sich aus einer Blastula entwickelt, welche nach einem Aufenthalt von 18 Stunden aus der Lithiummischung in reines Seewasser übergeführt worden war.

Fig. 39. Larve mit dreigliedrigem Darm, welcher jedoch mit der unabhängig von ihm entstandenen Mundeinsenkung nicht verschmolzen ist. Wimperring vorhanden, Kalkskelett fehlt. Die Larve stammt aus einer Lithiummischung, in welche am 11. November Vormittags Blastulae gebracht worden waren, und wurde am 19. November ohne Zeichenapparat gezeichnet.

Fig. 40. Eine Larve aus derselben Cultur ebenfalls mit dreigliedrigem Darm, aber ohne Mundeinsenkung. Das Mundfeld tritt bauchig aus dem Wimperring hervor, während es gewöhnlich in denselben eingesenkt ist. Ohne Zeichenapparat.

Fig. 41. Lithiumlarve mit zapfenartigem Fortsatz an dem animalen Pole des Gastrulawandabschnittes. Sie hat sich aus einer Blastula entwickelt, welche nach 23stündigem Aufenthalte in einer 3%igen Lithiummischung am 2. December Vormittags in reines Seewasser übergeführt worden war. Gezeichnet am 5. December 1892 mit Zeiss Obj. C. Oc. II und Zeichenapparat.

Fig. 42. Entogastrula aus einer Lithiumcultur vom 7. Februar 1893, in welche in 100 Zellen getheilte Eier von *Echinus microtuberculatus* gebracht worden waren. Gezeichnet nach dem Leben am 11. Februar Nachmittags mit Zeiss Obj. C. Oc. II und Zeichenapparat. Die Kerne wurden nachträglich nach einem Präparat (fixirt mit Alcohol 90°, gefärbt mit Mayer'schem Carmin) eingezeichnet.

Fig. 43. Normale Entogastrula von *Echinus microtuberculatus*, gezeichnet nach dem Leben (Fig. 1 meiner 1. Arbeit). Die Kerne wurden nachträglich nach einem Präparat eingezeichnet. Letzteres wurde eben so dargestellt, wie das zu Fig. 42 verwandte.

Ein Vergleich von Fig. 42 und 43 zeigt den großen Unterschied in der Dicke und dem Kernreichthum der Urdarmwandung. Außerdem ist bei der Entogastrula aus der Lithiumcultur der Urmund weiter als

bei der normalen. Der Wimperschopf und die Kalknadeln sind nur bei letzterer vorhanden.

Fig. 44. Schema zur Erläuterung der Verlagerung des Wimperringes bei den Lithiumlarven von *Echinus microtuberculatus*. Während der Wimperring da liegen sollte, wo das dunkel gezeichnete Band liegt, hat er sich um 90° gedreht und nimmt die Lage des hell schraffirten Streifens ein.

Fig. 45. Schema einer Lithiumlarve von *Sphaerechinus granularis* mit rudimentärem knopfartigem ektodermalem Gastrulawandabschnitt zur Demonstrirung der Rollen, welche die verschiedenen Zellenterritorien eigentlich hätten spielen sollen. Der mit *ud* bezeichnete Complex hätte den Urdarm, der mit *sp* bezeichnete die Spitze des Pluteus liefern sollen. In der hell schraffirten Zone hätte sich der Wimperring anlegen, bei *me* hätte sich die flache Mundeinsenkung bilden, und bei *of* und *af* hätten die Pluteusfortsätze hervorwachsen sollen. Dies ist aber Alles nicht eingetreten, sondern es haben die sämmtlichen Zellenterritorien den Charakter des Urdarmes resp. Entodarms angenommen und die Gastrulawand oder das Ektoderm ist nur durch die kleine Blase repräsentirt.

Fig. *A*—*E* auf pag. 149.

Schemata zur Illustrirung der Wachsthumsvorgänge bei der Bildung der Lithiumlarven. Die secundäre Gliederung des Urdarmabschnittes ist eben so wie die Entstehung des Verbindungsstückes unberücksichtigt geblieben. Die Ektodermzone ist hell, die Entodermbildungszone dunkel gezeichnet.

Fig. *A*. Die entodermale Wachsthums- und Theilungszone ist von normaler Größe; der Urdarm wächst in Folge dessen in derselben Breite nach außen, wie er sich nach innen angelegt haben würde, und es entsteht eine typische Exogastrula (*d*).

Fig. *B*. Die Entodermbildungszone hat sich etwas weiter ausgedehnt; die Folge davon ist eine Lithiumlarve (*d*), welche einen etwas breiteren Urdarmabschnitt besitzt als Fig. *A d*.

Fig. *C*. Die Entodermbildungszone hat sich über die ganze vegetative Seite der Blastula ausgedehnt; die Folge davon ist, dass die Larve *d* den typischen Lithiumentwicklungsgang einschlägt, d. h. sich in die Länge streckt (*b* und *c*) und durch eine Einschnürung in die beiden primären Theile (*ga* und *ua*) gegliedert.

Fig. *D*. Die Entodermbildungszone hat sich noch weiter nach dem animalen Pole zu ausgedehnt; die Larve streckt sich in die Länge (*b* und *c*) und schnürt schließlich (*d*) einen animalen ektodermalen Gastrulawandabschnitt (*ga*) ab.

Fig. *E*. Hier erstreckt sich die Entodermbildungszone über die ganze Oberfläche der Blastula; die Larve wird in Folge dessen nur etwas größer, schnürt keinen ektodermalen Gastrulawandabschnitt mehr ab, sondern wird zu einer Holoentoblastia (*c*).

Entwicklungsmechanische Studien[1].

VII. Exogastrula und Anenteria (über die Wirkung von Wärmezufuhr auf die Larvenentwicklung der Echiniden).
VIII. Über Variation der Mikromerenbildung (Wirkung von Verdünnung des Meerwassers).
IX. Über die Vertretbarkeit der »Anlagen« von Ektoderm und Entoderm.
X. Über einige allgemeine entwicklungsmechanische Ergebnisse.

Von

Hans Driesch.

Mit Tafel 11.

VII. Exogastrula und Anenteria (über die Wirkung von Wärmezufuhr auf die Larvenentwicklung der Echiniden).

Wie bereits bei einigen Nummern der letzten Serie meiner Studien, so habe ich auch dieses Mal durch einen zwiefachen Titel schon äußerlich diejenigen Untersuchungen gekennzeichnet, welche eine Beurtheilung von 2 verschiedenen Standpunkten zulassen.

Das im Versuch angewandte Agens übt eine Wirkung auf das Object; diese Wirkung selbst wird nun der Ausgang für eine Reihe von Erscheinungen, welche über das Wesen der Formbildung aufzuklären im Stande sind. Die genannte Wirkung dient als Beurtheilungsstandpunkt; wir blicken einmal rückwärts auf ihr Zustandekommen, wir ermitteln ihre retrospectiven Beziehungen, wir blicken alsdann auf ihre Folgen, auf ihre prospectiven Beziehungen. Diese Ausdrücke können sich mit den Begriffen Ursache

[1] Vgl. Zeit. Wiss. Z. 53. Bd. (Studie I u. II) und 55. Bd. (Studie III—VI).

und Zweck im einzelnen Falle decken, brauchen es aber nicht, da sie viel weiter sind. Sie ähneln dem mathematischen Functionsbegriff. (Weiteres in Studie VI pag. 35.)

Die hier mitzutheilenden Untersuchungen sind wiederum in der Zoologischen Station zu Neapel im Laufe des Winters 1892/3 angestellt. Ich möchte nicht unterlassen, der Oberschulbehörde des Hamburgischen Staates für Überlassung des Arbeitsplatzes, den Herren Professoren Dohrn und Eisig sowie Herrn Lo Bianco für ihre stete freundliche Unterstützung meiner Arbeiten meinen aufrichtigen Dank auszusprechen. Während einer Zeit von 6 Monaten fehlte mir auch nicht einen Tag das Untersuchungsmaterial.

Exogastrula[1].

Bringt man Blastulae von *Sphaerechinus granularis* etwa 26 Stunden nach der Befruchtung (Temp. etwa 15° C.) in einen auf etwa 30° geheizten Wärmofen in nicht zu wenig Wasser, so zeigen sich nach Verlauf weiterer 18 Stunden folgende Erscheinungen: in gut gelungenen Culturen besitzen fast alle, in schlechteren ein Theil der Larven einen kleinen Auswuchs (Taf. 11 Fig. 1), schwimmen aber im Übrigen munter umher und scheinen durchaus gesund.

Dieser Auswuchs ist die in verkehrter Richtung gewachsene Anlage des Urdarmes.

Entnehme ich solche Gebilde dem Ofen und bringe sie in normal temperirtes Wasser[2], so ist nach Verlauf von etwa 12 Stunden der »Darm« so lang, wie die Blase, der er ansitzt (Fig. 2).

Die Einwirkung der Wärme hat also die Bildung einer mit Fug und Recht Exogastrula zu nennenden Form zur Folge.

Gehen wir auf die eigentlich retrospective Beziehung dieser Form ein, so würde es sich also darum handeln, genau zu analysiren, wie die Wärme wirkt. Es ist dies jedoch nur in einer ziemlich äußerlichen Weise möglich.

Die sogenannte Gastrulation der Echiniden erfolgt derart, dass eine am »vegetativen Pol« der Blastula gelegene Scheibe stark wächst; diese Ausdehnung erfährt durch den ektodermalen Theil der Blastula

[1] Es ist wohl überflüssig zu betonen, dass das Wort Gastrula für mich nur ein Bequemlichkeitsausdruck ist, und dass ich damit eben so wenig auf »phylogenetische« Phantasien als auf haltlose Vergleichungen anspiele. Der »Gastrulations«begriff umfasst Vorgänge der allerheterogensten Art (*Echinus*, *Nereis*, *Geryonia* etc. etc.).

[2] Die Temperaturdifferenz gegen 30° C. darf nicht gar zu groß sein, oft war es sogar vortheilhafter, das warme Wasser sich abkühlen zu lassen.

einen Gegendruck und weicht nach der Seite des geringsten Widerstandes aus: gewöhnlich ist dies die Richtung nach innen, in höherer Temperatur nach außen. — Das ist Alles, was sich sagen lässt[1], aber damit ist auch alles Folgende gegeben, denn die definitive Ausbildung des Darmes ist ein bloßes Weiterwachsen.

Auf die Frage, warum denn in höherer Temperatur der Widerstand innen größer werde, lässt sich nichts Sicheres antworten. Wenn wir uns dessen erinnern (Studie IVa), dass Wärmezufuhr auf die Furchungszellen in einer die Kernspindeln verlagernden und damit auch die Zellordnung modificirenden Weise wirkt, so könnte man zu der Meinung gelangen, dass Änderungen der Spindel-, also der Theilungsrichtungen (etwa am Rande der Scheibe) auch bei der Exogastrulation mitspielten, doch ist darüber bei der Kleinheit der Elemente nichts entscheidbar.

Die von mir beobachtete Erscheinung ist durchaus dieselbe, welche Herbst erhielt, wenn er Echinideneier in eine schwache Lithiumlösung brachte oder aber sie in einer stärkeren nur kurze Zeit verweilen ließ und dann in Seewasser überführte.

Herbst hat sehr scharf 2 Processe bei der Wirkung stärkerer Lithiumdosen aus einander gehalten: die bloße, in Richtungsänderung des Darmwachsens bestehende Exogastrulation und den specifisch morphologischen Lithiumeffekt: die Vergrößerung der Theilungs- und Wachsthumszone. Ich betone besonders, dass meine Beobachtungen mit letztgenannter Erscheinungskategorie nichts zu thun haben.

Die Exogastrulation ist gegenüber der normalen Gastrulabildung der Controlleier stets etwas verzögert, wohl die Folge einer gewissen Schädigung. Letztere nimmt leicht größere Dimensionen an, so dass es höchstens zur Bildung eines kleinen Höckerchens, aber zu keiner eigentlichen Exogastrulation kommt; solche Larven sterben dann sehr bald, nachdem sie körnig geworden sind. Auch kann in Folge einer Schädigung der Zellen die Entwicklung auf jedem Stadium, also beispielsweise der halb- oder ganz ausgebildeten Exo-

[1] Wenigstens genügt das Gesagte für unseren Zweck. In Bezug auf eine endgültige, wenngleich z. Th. hypothetische, Analyse der Gastrulation, d. h. ihre Zerlegung in letzte Vorgänge verweise ich auf Herbst, Experimentelle Untersuchungen. 2. Weiteres über die morphologische Wirkung der Lithiumsalze und ihre theoretische Bedeutung (oben pag. 136), eine Arbeit, die auch zum Verständnis alles Folgenden eingehend zu studiren ist. Hier findet der Leser auch größere Figuren der Exogastrula, als ich sie gebe; die Herbst'sche Fig. 31 kann eben so gut Wärmelarven wie Lithiumlarven, wenigstens in Hinsicht auf ihren Gesammthabitus, darstellen.

gastrula oder (s. unten) der prismatischen Exogastrula stehen bleiben. Um die Schädigung zu verhüten, ist besonders darauf zu achten, dass die Blastulae nicht zu früh, etwa gleich nach Verlassen der Eihülle, der Wärmewirkung ausgesetzt werden; andererseits darf dieses auch nicht zu spät, etwa dicht vor der Gastrulation stattfinden, dann würden sich die Larven normal und zwar beschleunigt (Studie IVa Anhang) entwickeln; es gilt einen mittleren Entwicklungspunkt abzupassen, der zu erproben ist und bei Eiern verschiedener Weibchen schwankt. Selbstredend ist dabei die Temperatur des Wassers, in welchem sich die Eier Anfangs entwickelten, also in gewisser Hinsicht die Jahreszeit in Betracht zu ziehen; so habe ich mit Erfolg im November 18, im März (wie oben geschildert) erst 27 Stunden nach der Befruchtung die Larven der höheren Temperatur aussetzen können; es kommt eben nicht auf das absolute, sondern auf das relative Alter (das Stadium) derselben an.

Die Exogastrula zeigt das Mitwirken physikalischer Faktoren bei der Gastrulation (der Echiniden) an; der Wachsthumsprocess der Scheibe als solcher ist der specifische vitale Grundvorgang, die Richtung aber, wohin gewachsen wird, bestimmt die Umgebung. Das Zustandekommen der normalen Echinidenlarve erscheint hiernach einigermaßen zufällig und nicht recht gesichert. Freilich steigt die Meerestemperatur nicht auf 30° C., und somit entspricht denn doch der Gastrulationsmechanismus den realen Verhältnissen hinreichend.

Anenteria.

Etwa 24 Stunden nach vollendeter Exogastrulation nimmt der Ektodermtheil der Larve die bekannte prismatische Gestalt an, und es beginnt die Bildung der Kalkdreistrahler; der »Darm« hat sich unterdessen in Theile gegliedert (Fig. 3, 4) und zwar stets in drei, welche den normalen Theilen des Darmes einer Echinidenlarve entsprechen dürften. Stets bleiben die Theile des Darmes klein, nie werden sie, wie normal, aufgebläht; ja nach Verlauf etwa eines weiteren Tages beginnt der Darm in der Mehrzahl der Fälle zu schrumpfen, und bald ist nicht mehr viel, oder auch gar nichts von ihm übrig.

Blieb der Darm, wenn schon kümmerlich ausgebildet (Mangel der Function?) erhalten, so resultirt aus dem Versuchsobject ein Pluteus, dem eben dieser Darm äußerlich anhängt (Fig. 5).

Ist hierdurch die hohe Selbständigkeit der Ektodermausbildung

schon angedeutet, so wird sie bewiesen durch die Fälle, in denen der Darm völlig geschrumpft war.

Auch in diesen Fällen bildet sich das Ektoderm zur typischen Pluteusgestalt aus, ja erhält sogar die kleine als Mundhöhle zu bezeichnende Einsenkung, die sich normalerweise mit dem (entodermalen) Vorderdarm verbindet (Fig. 6).

Es ist also eine Larve entstanden, die wir nach dem Vorgang[1] von Roux als Anenteria bezeichnen müssen, während die ihr vorausgehenden Stadien Anentoblastia zu nennen wären.

Solche Anenterien haben eine Woche gelebt, aber nie den Darm zu regeneriren begonnen.

War die Larve durch die Wärme geschädigt, so bleibt häufig die Kalkbildung rudimentär. In Folge dessen, wie wir mit Herbst[2] sagen können, unterbleibt dann auch die Armbildung; aber auch, wenn Anentoblastiae auf diese Art nicht über die Prismenform hinauskamen, können sie die »Mundhöhle« erhalten (Fig. 7).

Folgerungen.

a) Zum Ersten kennzeichnet die Entstehung der Anenterialarve das Wesen thierischer Entwicklung im Allgemeinen. Getrennte, unabhängige Bildungen, oder besser Processe, welche später vermöge ihrer Anordnung ein einheitliches Ganze bilden, machen dieses Wesen aus: das Ektoderm und das Entoderm wachsen jedes für sich, aber vermöge ihrer (in normalen Bedingungen immer realisirten) Anordnungsart bilden sie ein Ganzes. Diesen Grundzug der sogenannten Ontogenie hat K. E. v. Baer als Zielstrebigkeit bezeichnet.

Im Speciellen ist gezeigt, dass die Mundhöhle der Echiniden eine durchaus selbständige Bildung ist und nicht etwa nur auftritt, wenn und weil der Darm sich dem Ektoderm innen anlegt. Auch die bilateral-symmetrische Ausbildung des Ektoderms im Ganzen ist von der Anwesenheit eines inneren Darmes unabhängig und wird in ihrer Richtung daher auch wohl normalerweise nicht etwa durch den seitlich aus der Achse herauswachsenden Darm nach Art einer Auslösung bestimmt.

b) Unten pag. 232 wird von der Vertretbarkeit der »Anlage« von Ektoderm und Entoderm gehandelt, also vielmehr davon, dass

[1] Roux, 5. Beitrag zur Entwicklungsmechanik des Embryo. in: Arch. Path. Anat. 114. Bd. 1888 p. 20 des Separatabdrucks.

[2] Herbst, Experimentelle Untersuchungen. 1. Versuche an Seeigeleiern. in: Zeit. Wiss. Z. 55. Bd. p. 446.

Beides gar nicht »angelegt« ist. Der abgefurchte Keim ist wirklich ein idioplasmatisch gleichwerthiger Complex. — Hier sehen wir aber, dass mit der Differenzirung in histologische Qualitäten die Zellen diesen omnipotenten Charakter einbüßen; das Ektoderm regenerirt das Entoderm nicht. Doch wissen wir nicht, ob wir das verallgemeinern dürfen.

VIII. Über Variationen der Mikromerenbildung (Wirkung von Verdünnung des Meerwassers).

Bei zu anderem Zwecke unternommenen Versuchen, in welchen Eier von *Echinus microtuberculatus* nach der Befruchtung in verdünntes Meerwasser gebracht worden waren, zeigte sich eine eigenthümliche constante Abweichung in der Furchung. Ich verfolgte die für die Frage nach der Bedeutung der Mikromeren wesentliche Sache weiter und bringe sie hier zur Darstellung. Dabei werden auch einige andere Dinge, u. a. gewisse Ansichten Loeb's zu streifen sein.

Thatsächliches.

Wenige Minuten nach der Befruchtung wurden die Eier in eine Mischung von 45 Theilen See- und 5 Theilen Flusswasser (bezeichnet als 45/5) übergeführt, 5 Minuten darauf ein Theil derselben in eine Mischung 40/10, nach weiteren 5 Minuten in 35/15 u. s. f. bis 25/25.

a) Die erste sichtbare Wirkung dieser Procedur ist eine starke Erhöhung des Turgors der Zellen, eine starke Volumzunahme. In 40/10 ist sie bereits merklich, steigt in den folgenden Concentrationen, und in 30/20 ist stets die Membran völlig von dem Ei angefüllt, so dass ihr dieses eng anliegt. Die Mischung 30/20 ist die letzte, in welcher die Eier weitere Lebenserscheinungen zeigen.

b) In 45/5 geht die Furchung normal vor sich; in 40/10 und 35/15 zeigen sich constante Abweichungen in den Dimensionen der Zellen (s. unten), in 35/15 unterbleibt bei der einen oder anderen Zelle auch die Theilung des Plasmas, so dass mehrkernige Zellen resultiren. In 30/20 tritt nur noch Kerntheilung und höchstens ein vergeblicher Anlauf zur Zelltheilung oder auch ein ganz unregelmäßiger Zellzerfall mit folgender Wiedervereinigung der Zellleiber auf (Fig. 8).

c) Mit fallender Concentration ist die Kerntheilung verlangsamt; bereits in 35/15 ist dies sehr deutlich; die Eier in dieser Mischung sind bereits gegen die normale Achttheilung um 1 Stadium zurück, und im späteren Verlauf der Furchung können sogar Eier in 40/10 um

2 oder mehr Stadien gegen solche in normalem Seewasser verzögert sein.

d) Die Furchung in 40/10 und 35/15. In der Mischung 40/10 gehen Zwei- und Viertheilung in normaler Weise vor sich; die Achttheilung dagegen zeigt stets bei einem erheblichen Procentsatz der Eier die charakteristische Erscheinung, dass sie nicht zu gleichen Theilen erfolgt, vielmehr 2, 3, ja 4 ganz wesentlich kleinere Zellen und 4 sehr große gebildet werden; und zwar ist die Größendifferenz so stark, dass der Name Mikromeren für die erstgenannte Zellenkategorie im vollsten Sinne am Platze ist. Fig. 9*a* zeigt ein Ei mit 2, Fig. 10 mit 3, Fig. 11*a* mit 4 Mikromeren. Bei der Sechzehntheilung bilden alle Mikromeren kleinste Mikromeren (Fig. 11*b*), diejenigen Zellen des »animalen« Pols, welche nicht Mikromeren, sondern normal sind, bilden dagegen nun ihre Mikromeren, wie das auch normalerweise der Fall ist. In Fig. 9*b* z. B. haben wir also jetzt 2 kleinste und 4 größere Mikromeren vor uns, letztere sind aber der Generationsfolge nach einander nicht vergleichbar, sondern 2 von ihnen sind vorzeitige Mikromeren des Achtstadiums, die anderen 2 rechtzeitige Mikromeren des Sechzehnstadiums. Waren 4 vorzeitige Mikromeren gebildet, so fehlen natürlich die rechtzeitigen (Fig. 11*b*). Eier, welche sich auf die beschriebene Weise in der Mischung 40/10 abnorm gefurcht hatten, bildeten, zumal wenn man sie in die stärkere Concentration 45/5 zurückbrachte, durchaus normale Plutei.

In der Mischung 35/15 zeigen die Furchungserscheinungen im Ganzen einen mehr pathologischen Habitus. Die Zweitheilung ist normal. Die Spindeln zur Viertheilung sind zwar auch noch in normaler Weise einander parallel angelegt, aber bereits im Verlauf der Zelldurchschnürung geht eine Verschiebung im Sinne einer Tetraederstellung vor sich, und nach vollendeter Theilung sind die 4 Zellen typisch in den Ecken eines Tetraeders angeordnet (Fig. 12). Es hängt diese Erscheinung mit der in *a* erwähnten Steigerung des Turgors im Inneren der Zelle zusammen, die Tetraederstellung ist die Gleichgewichtslage der 4 Zellen, in ihr wird der Platz am besten ausgenutzt, wenn wir den Verhältnissen einmal einen teleologischen Ausdruck geben wollen. Wie stark die Ausdehnung der Zellen werden kann, ist daraus ersichtlich, dass im Vierzellenstadium die Eimembran sehr häufig platzt.

Die Achttheilung kann der Form der Zellen nach normal sein, nur ihre Lage ist, durch das tetraederartige Viererstadium bedingt,

abnorm (Fig. 13); meist aber treten auch hier vorzeitige Mikromeren auf, es sind mir jedoch trotz sehr zahlreicher Beobachtungen nie mehr als 1 oder 2 (Fig. 14 *a*, 15) zu Gericht gekommen. Sind also beispielsweise 2 vorhanden, so würde die »animale« Zellgruppe, die hier aber wegen des vorhergegangenen Tetraederstadiums naturgemäß nicht beisammen liegen kann, aus 2 normalen und 2 kleinen Zellen bestehen.

Bei der Sechzehntheilung können sich die vorzeitigen Mikromeren halbiren, oder sie schnüren (selten) kleinste Mikromeren ab; die normalen animalen Zellen bilden aber im Gegensatz zu den Erscheinungen in der Mischung 40/10 sehr selten normale Mikromeren, sondern pflegen sich zu halbiren. So ist in Fig. 14 *b* nur eine normale Mikromere gebildet, ferner hat die vorzeitige Mikromere des betreffenden Achtstadiums (14 *a*) eine kleinste Mikromere gebildet, die Bildung von 2 normalen Mikromeren dagegen ist durch Zellhalbirungen ersetzt worden. Es stimmt letztere Erscheinung mit den Phänomenen überein, welche mir die Furchung erwärmter Eier dargeboten hat (Studie IVa). Einen Grund für die Differenz in den Mischungen 40/10 und 35/15 vermag ich nicht anzugeben; man könnte allenfalls daran denken, dass die veränderte Lage der Zellen des Achterstadiums in letzterer Mischung, welche bedingt, dass die animalen Zellen nicht bei einander liegen, hier im Spiele wäre.

Wie schon erwähnt, machen diese Vorgänge einen ziemlich pathologischen Eindruck: in manchen Elementen unterbleibt oft lange die Zellzerklüftung, es entstehen vorübergehend vielkernige Zellen — auch diese Erscheinung stimmt mit den Wirkungen der Wärme überein. Ferner lösen sich oft kernlose Plasmatropfen von der einen oder anderen Zelle ab, die freilich nach einiger Zeit wieder mit ihr verschmelzen; auch dies ist uns im Wärmofen zu Gesicht gekommen (Studie IV).

e) Sind die in der Mischung 35/15 gezüchteten Eier abgefurcht, so macht es oft den Eindruck, als würden sie Zwillingen, oder Vierlingen, oder 1 Zwilling und 2 Vierlingen den Ursprung geben. Dem entsprechend zeigen auch die Blastulae häufig eine völlige Trennung oder eine tiefe Einschnürung (Fig. 16 *a*). Verbleiben die Larven in der Mischung 35/15, so entwickeln sie sich meist nicht weiter, sondern kränkeln noch einige Tage und sterben dann. Mit Erfolg dagegen habe ich sie gezüchtet, wenn ich sie in eine Mischung 42/8 überführte.

Aus getrennten Blastulae zog ich auf diese Weise häufig je 2 normale Plutei (Studie I, III, IV). Die oft sehr tief eingeschnürten

Blastulae gewähren desshalb ein gewisses Interesse, weil sich die Deformation derselben fast stets im Laufe von 1—2 Tagen mehr oder minder ausgleicht, so dass ein nur wenig verzerrter Pluteus oder doch eine leidliche Gastrula aus ihnen hervorgeht (Fig. 16 *a*—*c*). Wir dürfen diese ausgleichende Wirkung wohl auf Rechnung erhöhten Turgors im Blastocoel setzen; letzterer ist auch im normalen Fall bei der Blastulabildung und den folgenden Wachsthumsprocessen im Spiele, ja die erhebliche Volumenzunahme des Pluteus beruht fast ausschließlich auf passiver Dehnung des Ektoderms beinahe ohne Vermehrung und Wachsen seiner Zellen, worüber Näheres bei Herbst (oben pag. 148) nachzulesen ist.

Folgerungen.

a) In einer Zusammenfassung meiner Resultate[1] habe ich bereits die hier geschilderten Ergebnisse herangezogen, um zu zeigen, was es mit der von mir nach Zerstörung einer der Blastomeren beobachteten »Halbfurchung« der anderen auf sich habe. Ich musste hier der Roux'schen Anschauung[2] entgegentreten, es sei diese »Halbfurchung«, die »Semimorula«, ein morphologisch wohl charakterisirtes Gebilde; es ergab sich vielmehr, dass sie abgesehen von der Zellenzahl nur durch ihre im Mangel des Gleitens der Zellen begründete Halbkugelform und durch die Anwesenheit von nur 2 Mikromeren als »halb« gekennzeichnet sei.

Dass die Mikromerenbildung nichts Anderes als der Ausdruck einer »Anisotropie« des Protoplasmas des Echinidencies, also eine Erscheinung mit bloß retrospectiver, aber nicht (mit Einschränkung[3]) mit prospectiver Beziehung ist, ergiebt sich (abgesehen von Dingen, die unten pag. 232 zur Sprache kommen) aus dem Geschilderten unzweideutig: durch Eingriffe, die das Protoplasma beeinflussen, wird auch ihre Bildung mannigfach modificirt. Sie sind also nicht etwa die Folge einer qualitativ specialisirten Kerntheilung und daher auch etwas idioplasmatisch Besonderes, sondern ihr Kern hat den gleichen Werth, wie die übrigen Blastonuclei; nur weil er in einen (sei es

[1] Driesch, Zur Theorie der thierischen Formbildung. in: Biol. Centralbl. 13. Bd. 1893.

[2] Roux, Über Mosaikarbeit und neuere Entwicklungshypothesen. in: Anat. Hefte 1. Abth. 2. Bd. 1893.

[3] Driesch, *α*) Zur Verlagerung der Blastomeren. in: Anat. Anzeiger 8. Jahrg. 1893. — *β*) Zur Theorie der thierischen Formbildung. in: Biol. Centralbl. 13. Bd. 1893. — *γ*) unten pag. 239.

normal oder nach Eingriffen) bestimmt gearteten Theil des Protoplasmas zu liegen kommt, wird er der Kern einer »Mikromere«. Obwohl sich dieses aus der Gesammtheit meiner Untersuchungen (Studie I, III, IV, IX sowie Anat. Anzeiger 8. Jahrg. 1893) ohne Weiteres ergiebt, sei es hier doch noch besonders betont.

b) Ungefähr gleichzeitig mit meinen Untersuchungen über den Einfluss von Wärmezufuhr auf den Verlauf der Furchungserscheinungen veröffentlichte J. Loeb [1] die Resultate, welche er an Eiern von *Arbacia* beobachtet hatte, die in Seewasser von stärkerer Concentration (d. h. Verstärkung des Gehaltes an NaCl) gebracht worden waren. Das Wesentliche an diesen Versuchen lässt sich kurz so zusammenfassen: Hand in Hand mit der stärkeren Concentration geht das theilweise oder gänzliche Unterbleiben der Zelltheilung: von einer gewissen Concentration an entstehen vielkernige Zellen.

Loeb glaubte auf Grund anderer Studien, die seither ebenfalls eingehender publicirt sind [2], berechtigt zu sein, folgende Parallele zwischen Wirkungen von Wärme- und Concentrationsänderungen aufzustellen: Wärmezufuhr und Concentrationsverminderung erhöhen die Reizbarkeit des Protoplasmas, Wärmeabfuhr und Concentrationserhöhung vermindern dieselbe. Anstatt Concentrationserhöhung (des Mediums) hätte ich auch sagen können: Wasserentziehung und umgekehrt.

Er denkt sich die Zelltheilung als Effect eines von den Kernen ausgehenden Reizes: da nun eben in seinen Versuchen durch die Wasserentziehung das Protoplasma weniger reizbar geworden war, oder correcter ausgedrückt, da seine Reizbarkeit stärker herabgesetzt sein soll als die Geschwindigkeit der Kerntheilung, so erhielt er in concentrirterem Wasser an Stelle richtiger Furchungsstadien vielkernige Zellen.

Da Wasserentziehung wie Abkühlung wirken soll, so stimmt zunächst zu der Loeb'schen Hypothese durchaus nicht das Resultat meiner früheren Versuche (Studie IV), in denen ich gerade durch Wärmezufuhr vielkernige Zellen erhielt; auch kann man wohl nicht gut die Verhältnisse dadurch deuten wollen, dass man annimmt, es sei zwar auch in meinen Wärmeversuchen die Reizbarkeit des Protoplasmas gesteigert, aber die Geschwindigkeit der Kerntheilung sei

[1] Loeb, Investigations in Physiological Morphology. 3. Experiments on Cleavage. in: Journ. Morph. Boston Vol. 7 1892.

[2] Loeb, Über künstliche Umwandlung positiv heliotropischer Thiere in negativ heliotropische und umgekehrt. in: Arch. Phys. Pflüger 54. Bd. 1893.

noch mehr erhöht, denn dazu passt doch durchaus nicht die von mir beobachtete Erscheinung des Wiederzusammenfließens bereits getrennter Zellen (s. die Fig. 31—38 der 2. Serie meiner Studien).

Wenn ich aber nun gar, wie hier beschrieben ist, durch Erniedrigung der Concentration des Seewassers durchaus dieselben Erscheinungen erhielt, wie Loeb durch Erhöhung, wenn die Analogie mit letzteren Erscheinungen (die ich für *Echinus* bestätigen kann) so weit geht, dass beide Male die vielkernigen Zellen, in normales Seewasser übergeführt, sich nun auch in Zellen zerklüften, wie ich das beobachtet habe, so sehen wir, dass Loeb's Ansicht von der Furchung unmöglich richtig sein kann. Man darf in Hinsicht der oben mitgetheilten Versuche nicht etwa sagen, die Reizbarkeit des Plasmas sei nur in geringerem Maße erhöht als die Kerntheilungsgeschwindigkeit, denn erstens war letztere beträchtlich gegen normale Eier verlangsamt, und zweitens hätten dann doch wenigstens einige Zelldurchschnürungen stattfinden müssen, wenn auch weniger, als der Kernzahl entspräche; in der Concentration 20/30 fand aber auch nicht eine wirkliche Zelltheilung statt.

Ich bitte diese Ausführungen nicht so zu verstehen, als solle damit etwas gegen die allgemeine Gültigkeit der Loeb'schen Parallele zwischen Wärme- und Wassergehalt in Bezug auf wirkliche Reizerscheinungen gesagt sein (Muskelcontraction, Heliotropismus etc.). Der Fehler, den er beging, und der, da er nur seine eigenen Versuche zur Verfügung hatte, durchaus begreiflich und ihm nicht etwa in irgend einer Weise vorzuwerfen ist, bestand vielmehr in einer zu allgemeinen Fassung des Begriffs Reizbarkeit. Die Erscheinungen der Zelltheilung sind auf alle Fälle, wie eben das jetzt vorliegende Material zeigt, eine ganz andere Art von »Reiz«erscheinungen, als Contraction etc., denn ein Gesetz — wir wollen es einmal so nennen — das für diese Reizerscheinungen im engeren Sinne gilt, gilt für erstere nicht. Mit Anwendung des Wortes Reizbarkeit auf die Zelltheilungsphänomene ist also zu ihrem Verständnis gar nichts gethan; es bedürfte hierzu speciellerer, auf nähere Einsichten gegründeter Begriffe.

Welcher Art aber diese sein möchten, wie sich die von Loeb und mir beobachteten Thatsachen[1] unter einen Hut bringen lassen könnten, kurz ihre retrospectiven Beziehungen wirklich analytisch

[1] Man denke auch an das Unterbleiben der Zelltheilung bei Druck (Studie IV b).

causalen Charakters zu entziffern, ist mir bis jetzt nicht möglich, und so liegt denn zur Zeit der Hauptwerth dieser Studie in prospectiver Richtung, nämlich in der Erkenntnis der mannigfachen Variirbarkeit der Mikromerenbildung und der daraus folgenden morphologischen (idioplasmatischen) Bedeutungslosigkeit derselben.

IX. Über die Vertretbarkeit der »Anlagen« von Ektoderm und Entoderm.

In meiner Nachtragsarbeit »Zur Verlagerung der Blastomeren« stellte ich, um zu zeigen, dass meine »Druckversuche« die Vertretbarkeit der Anlagen von Ekto- und Entoderm bewiesen, die Hypothese auf, es möchte der Ort der Darmbildung an der Echinidenlarve im normalen und im experimentell veränderten Falle durch die Lage der Mikromeren derart bestimmt werden, dass er stets ihnen gegenüber gelegen sei. Ich wurde zu dieser Annahme durch die Äußerung Selenka's geführt, dass normalerweise die Mikromeren den »animalen« Pol bezeichnen sollten; die erwähnte Ortsbestimmung dachte ich mir als physikalisch vermittelte Auslösung.

Bereits beim Lesen der Correctur genannter Arbeit wusste ich, dass einerseits die Selenka'sche Angabe unsicher, andererseits meine Hypothese im Einzelnen falsch sei. Wenn ich trotzdem weder eine Änderung noch einen Zusatz anbrachte, so geschah das, weil, wie die Dinge vor den hier mitzutheilenden Versuchen lagen, meine Ansicht begründet, ja gewissermaßen psychologisch nothwendig erscheinen musste; ich fand daher keinen Grund, dem Leser meiner Arbeiten den Weg meiner Gedanken zu verbergen.

Bei seinen Studien über die Blastulabildung der Echiniden theilte mir mein Freund C. Herbst mit, er glaube nicht, dass Selenka *gesehen* haben könne, dass die Mikromeren den animalen d. h. rein ektodermalen Pol des Echinideneies bezeichneten. Ich überzeugte mich bald von der Berechtigung dieses Zweifels; ja Selenka selbst giebt an, nach Ablauf der Furchung (200—300 Zellen) seien die kleinsten Mikromeren nicht mehr irgendwie kenntlich; das ist doch ein Zugeständnis, dass seine erwähnte Aussage keine Beobachtung, sondern ein Analogieschluss war.

Da mich wegen meiner Hypothese von der Richtungsbestimmung die Sache näher anging, so versuchte ich lange Zeit hindurch, sie mit besonderen Hilfsmitteln zu entscheiden. Eier wurden in feine

Capillaren aspirirt, diese, namentlich wenn die Eier in ihnen etwas wurstförmig ausgezogen waren, zerschnitten, die Stücke festgelegt und nun der Ort der Mikromerenbildung genau beobachtet und in ein Schema eingezeichnet. Je nach Weite der Capillare war die Furchung normal oder nach dem Gesetz der Druckbeeinflussung (Studie IVb) modificirt verlaufen; ich schien also ein erschöpfendes Resultat erhoffen zu dürfen.

Meine Bemühungen waren vergeblich; der Ort, wo am nächsten Tage die Darmbildung stattfand, war entweder derselbe, wo die Mikromeren gelegen hatten, oder genau gegenüber, oder um 90° oder 45° davon entfernt. Daraus den Schluss zu ziehen, dass Mikromeren, wenn sie vorhanden sind, namentlich aber bei dem symmetrischen Geschehen der normalen Furchung, keine bestimmbaren Beziehungen zum Ort der Darmbildung hätten, wäre voreilig. Der Mangel des Resultates lag darin, dass die Larven sich um die Längsachse der Capillare selbst bei starker Längsverzerrung drehen konnten; dies wurde direct beobachtet. Ja der Umstand, dass Darmbildungs- und Mikromerenort stets im Umfang der Capillare, nie aber in deren Längsrichtung eine Abweichung zeigten, dürfte direct für eine Beziehung zwischen beiden sprechen. Aber welcher Art sie ist, vermag ich nicht zu sagen; aus einigen anscheinend besonders sicheren Fällen wäre vielleicht gerade das Gegentheil der Selenka'schen Angabe zu folgern, nämlich Darmbildung am Ort der Mikromeren, doch stehen dem zu viele Indicien entgegen.

Auch Eier, welche unter Wasser zwischen 2 Deckgläschen gepresst waren, gaben kein Resultat; sie drehten sich um die Richtung der Druckwirkung als Achse.

Das einzige negative Ergebnis, welches alle diese Versuche nebenbei festellten, war die Thatsache, dass die Druckrichtung als solche die Darmbildung nicht beeinflusst; denn in der Capillare lagen die Därme in der Richtung, oder senkrecht oder schräg zu der Röhre, und zwischen den Platten lagen sie parallel oder senkrecht oder schräg zu den Glasflächen.

War somit durch Beobachtung keine Entscheidung darüber zu gewinnen, ob und wie die Mikromeren den Ort der Darmbildung, oder wie ich es genannt habe, die erste Richtung bestimmen, so musste es auf dem Wege des Versuchs möglich sein. Wusste ich doch (Studie I, III), dass Bruchtheile des Furchungszellenmaterials sich zu ganzen kleinen Larven entwickeln; es galt also, die Mikromeren fortzuschaffen: trat dann an der resultirenden

Blastula doch Gastrulation ein, so konnten dieselben nicht etwas für die Richtungsbestimmung Wesentliches sein, mochten sie immerhin, wenn anwesend, zu ihr in Beziehung stehen.

Durch die so eingeführte Unsicherheit musste aber meine Beweisführung der Vertauschbarkeit der »Anlage« von Ekto- und Entoderm schwankend werden, und es mussten sich, im Falle das eben angedeutete Resultat eintrat, noch andere Versuche dem skizzirten anreihen. Doch nun zunächst zu den Versuchen selbst.

Im sechzehnzelligen Stadium besteht das normal gefurchte Ei von *Echinus* aus 4 kleinen Mikromeren am einen Pol, ihnen folgen 4 große Zellen, und an sie schließen sich 8 Zellen mittlerer Größe, von denen 4 den anderen Pol bilden. Nur um bequeme Ausdrücke zu haben, nennen wir den Mikromerenpol den animalen, den anderen Pol den vegetativen; wir bezeichnen ferner Alles, was aus den 4 Mikromeren und den 4 großen Zellen hervorgeht, als animale. Alles aus den 8 mittelgroßen Zellen stammende als vegetative Hälfte.

Versuchsart I: Die Mikromeren sind entfernt, es sind Zellen der animalen und vegetativen Hälfte gemischt vorhanden.

Die Versuchsobjecte wurden durch Anwenden der bekannten »Schüttelmethode« (Theil I) vorher membranlos gemachter Eier auf dem 16zelligen Stadium erhalten. In der geschüttelten Eimenge suchte ich mikromerenlose Stücke aus; wir handeln hier nur von solchen, welche aus einigen großen (animalen) und einigen mittelgroßen (vegetativen) Zellen bestanden; im Object der Fig. 17 *a* waren von ersteren 2, von letzteren 4 vorhanden, die Fig. 17 *b* und *c* zeigen die typische Weiterfurchung und auch, dass nicht etwa später Mikromeren auftraten. Aus dem so eben geschilderten Object ging ein normaler kleiner Pluteus hervor.

Dieser mit gleichem Erfolg 20mal wiederholte Versuch zeigt, dass die Mikromeren zur Entodermbildung (Gastrulation) in keiner wesentlichen Beziehung stehen.

Um für die Versuchsarten II und III brauchbare Objecte zu erhalten, werden am besten membranlose Eier schon auf dem Achtzellenstadium geschüttelt und nun alle aus 2, 3 oder 4 Zellen bestehenden abgesprengten Stücke gesammelt; die folgende Furchung zeigt dann, welche nur aus animalen, welche nur aus vegetativen und welche aus gemischten Zellen bestanden, letztere werden entfernt, erstere beide Kategorien gesondert und weiter beobachtet. Leider gehören immer weitaus die meisten Bruchstücke der gemischten

Kategorie an; der Trennung in der Äquatorialfurche müssen besondere Widerstände entgegenstehen. Immerhin gelingt es so noch leichter, rein animale oder vegetative lebensfähige Zellenbruchstücke zu erhalten, als durch Schütteln auf dem für Objecte der Versuchsart I natürlich allein brauchbaren Sechzehnstadium.

Versuchsart II: Es sind nur Zellen der vegetativen Hälfte in beliebiger Zahl (4—8) vorhanden.

Fig. 18*a* stellt ein hierher gehöriges Object dar; die Zellen sind alle von gleicher Größe; dieser Umstand sowie die folgenden Zerklüftungen zu gleichen Theilen (Fig. 18*b*) zeigen, dass wir es in der That nur mit vegetativen Zellen zu thun haben. 10mal wurden aus solchem vegetativen Furchungsmaterial typische Plutei oder prismatische Gastrulae mit Darmgliederung von durchaus normalem Habitus gezüchtet.

Die vegetative Hälfte der Furchungszellen allein vermag also zu normaler Gastrulation zu führen.

Versuchsart III: Es sind nur Zellen der animalen Hälfte vorhanden.

Diese Objecte sind noch schwerer als die vorigen zu erhalten: ist das sechzehnzellige Stadium geschüttelt, so sitzt meist den animalen Zellbestandtheilen eine oder zwei vegetative Zellen an, oder aber es bedarf zum Lossprengen der animalen Bestandtheile eines so anhaltenden Schüttelns (bis zu 2 Minuten), dass Schädigung und baldiger Tod die Folge sind. Schütteln auf dem Achtstadium ergiebt, wie erwähnt, nur wenige und oft recht kleine ($^1/_4$ des Ganzen) Objecte. Immerhin habe ich 9 lebensfähige rein animale Zellhaufen erhalten und diese sämmtlich zu normalen kleinen Gastrulis oder weiter gebracht. Fig. 19*a* stellt $^3/_4$ des animalen Pols dar, in Fig. 19*b* und *c* ist jede Zelle normal getheilt; es resultirte eine Gastrula mit beginnender Asymmetrie und Darmgliederung, dann starb das Object.

Von Objecten, welche wesentlich animal waren, denen zwar 1 oder 2 vegetative Zellen anhingen, auf alle Fälle aber die Zellen des vegetativen Pols fehlten (Fig. 20), erhielt ich 8 und zog sie zu normalen Gastrulis, Prismen oder Pluteis auf.

Ehe ich zur Verwerthung dieser Ergebnisse schreite, bemerke ich ausdrücklich, dass in allen Fällen die Blastulabildung eben so vor sich geht, wie das früher (Theil I, III) mit dem halben, viertel oder dreiviertel Furchungsmaterial der Fall war: durch Gleitbewegungen ordnen sich die Zellen zu einer Kugel, welche epithelial

und damit zur Blastula wird. Von einer Regeneration im strengen Sinne des Wortes ist keine Rede[1].

Folgerungen.

Ich bemerkte bereits Eingangs, es sei dadurch, dass ich der Selenka'schen Aussage über die Lage der Mikromeren im Hinblick auf die Darmbildung nicht volles Zutrauen schenken könne, meine Beweisführung der Vertretbarkeit von Ento- und Ektodermanlage etwas schwankend geworden.

Ich hatte[2] folgendermaßen geschlossen: wenn die Darmbildung stets den Mikromeren gegenüber statt hat, so geht sie bei meinen Druckobjecten von Zellen aus, welche sonst Ektoderm gebildet hätten; aber auch im Falle dieser Satz irrthümlich wäre, ist durch meine Druckversuche jedenfalls bewiesen, dass Zellen, die sonst Entoderm gebildet hätten (nämlich die Zellen des vegativen Poles), jetzt Ektoderm liefern, denn die Zellen, welche normalerweise den Mikromeren gegenüber liegen würden, sind jetzt in 2 Theile gesondert, und die Gastrula besitzt trotzdem nur einen Darm.

Um Missverständnisse zu verhüten, betone ich, dass wenn ich von Zellen rede, immer an ihren »idioplasmatischen« Bestandtheil, ihren Kern gedacht ist.

Mit der Unsicherheit der Selenka'schen Aussage ist naturgemäß auch diese Argumentation unsicher geworden. Denn nehmen wir an, dass normalerweise gerade die Mikromeren die »Anlage« des Entoderms seien, so sind diese in meinen Versuchen ja niemals getrennt, liegen vielmehr stets bei einander. Es könnte daher mit scheinbarem Rechte Einer sagen: die Furchungszellen sind zwar im Großen und Ganzen gleichwerthig, aber die Mikromeren, als künftige Entodermbildner, verdanken einer qualitativ ungleichen Theilung ihre Entstehung; diese tritt auch bei den »Druckversuchen« ein, und so zeigen dieselben gerade die Hauptsache nicht.

Vor Ausführung meiner neuen Versuche hätte ich dieser Beweisführung nichts entgegnen können, als dass sie unsicher sei, weil eben die normale Lagebeziehung der Mikromeren unsicher ist. Jetzt bin ich im Stande, sie strikt zu widerlegen.

[1] Vgl. meinen Aufsatz »Zur Theorie der thierischen Formbildung«. in: Biol. Centralbl. 13. Bd. 1893.

[2] Driesch, Zur Verlagerung der Blastomeren des Echinideneies. in: Anat. Anzeiger 8. Jahrg. 1893.

Ehe ich dazu schreite, ist noch ein anderer Punkt zu erledigen. Ich habe stets nur die beiden Möglichkeiten der Lagebeziehungen von Mikromeren und Darmbildung in Betracht gezogen, dass Selenka entweder Recht habe, oder dass gerade das Gegentheil seiner Aussage der Fall sei, dass nämlich normalerweise die Mikromeren den Ort der Darmbildung bezeichneten. Ich denke dazu berechtigt zu sein, da das Echinidenei in Furchung wie auch in Gastrulation ein einachsiges Gebilde ist; ja auch das Ei ist kein isotroper, sondern ein einachsiger Körper — da dürfen wir wohl die Achsen indentificiren. Wäre das aber nicht erlaubt, ginge normalerweise die Gastrulation an einem irgendwie bestimmten seitlichen Orte vor sich, nun so wäre durch meine Zwillingsversuche (I, III) gezeigt, dass hier keine idioplasmatische Differenz vorliegt, denn ich vermag aus jeder der 4 ersten Furchungszellen eine ganze Gastrula zu ziehen. So viel nur, um keine Lücke in der Beweisführung zu lassen.

Ich gehe nun zum Beweise der totalen Indifferenz des Furchungskernmaterials über; wegen der oft erwähnten Unsicherheit in Sachen der normalen Lagebeziehungen basire ich denselben der Reihe nach auf alle möglichen Annahmen, die über das Geschehen im normalen Falle gemacht werden können.

1. Annahme: Selenka hat Recht; normalerweise liegt der Darmpol den Mikromeren gegenüber, und das ist auch im anomalen stets der Fall, wenn überhaupt Mikromeren vorhanden sind, d. h.: sind sie vorhanden, so bestimmen sie die Richtung.

Beweis: Dann gilt meine am Druckpräparate geführte Argumentation (Zur Verlagerung der Blastomeren. in: Anat. Anzeiger 8. Jahrg. 1893); sie bestätigt die hier gemachte Annahme, dass eben keine Entoderm-»Anlage« vorläge.

2. Annahme: Selenka hat Unrecht; die Mikromeren bezeichnen den Ort der Darmbildung selbst.

Beweis: Dann lässt sich am Druckobject nicht darthun, ob hier eine wirkliche »Anlage« vorliegt, aber unsere hier geschilderten Versuchsarten I und II haben gezeigt, dass man dem Furchungsmaterial die Mikromeren, ja sogar den ganzen animalen Theil nehmen kann ohne irgend welchen Schaden für die folgende Entwicklung; die Mikromeren können also wohl den Darm bilden, aber nicht nur sie können es.

3. Annahme: Selenka hat Recht; in der That liegen die Mikromeren dem Darmpol gegenüber; die Mikromeren spielen dabei aber keine wesentliche Rolle (im Gegensatz zur 1. Annahme), vielmehr

ist das Augenmerk auf die Zellen am vegetativen Pol zu richten, diese an und für sich (im 16-Stadium 4 Zellen) bezeichnen eben den Ort des Entoderms, gleichgültig, ob sie den Mikromeren gegenüber liegen oder nicht.

Beweis A: Handelte es sich hier um eine wirkliche »Anlage«, dann müssten meine Druckpräparate 2 Därme bekommen (»Zur Verlagerung etc.«).

Beweis B: Man kann ferner aus der rein animalen Hälfte des Eies, sowie aus Objecten, die, wennschon vegetative Zellen, doch nicht solche des vegetativen Pols enthalten, durchaus normale Gastrulae ziehen.

Es ist somit umfassend bewiesen:
dass die Furchungszellen der Echiniden ein in ihrer Kernbeschaffenheit durchaus gleichartiges Material darstellen, und dass auch die sogenannten Keimblätter nicht durch eine qualitativ ungleiche Kerntheilung während der Furchung »angelegt« werden.

Es ist ferner gezeigt:
dass die Anwesenheit von Mikromeren für den normalen Verlauf der Echinidengastrulation nicht nothwendig ist.

Anhang.

Ein negatives Resultat.

Als eine der wesentlichsten Aufgaben hatte ich mir für den Winter 1892/3 auf mein Arbeitsprogramm gesetzt, zu ermitteln, ob, wie aus einem Ei 2, so auch aus 2 und mehr Eiern 1 Organismus zu züchten sei.

Bekanntlich gelingt es sehr leicht, Echinideneier durch Schütteln ihrer Membran zu entledigen. Solche Eier können sich gegenseitig berühren; die Berührung ist jedoch nie dicht. Durch Zufall lernte ich eine Methode kennen, verschiedene Eier zu engstem gegenseitigen Anschluss zu bringen.

Membranlose Eier, welche in mit ein wenig Chloroform geschütteltes Seewasser gebracht werden, pressen sich zu zweien, dreien oder mehr auf das engste an einander; es kommt zu typischer gegenseitiger polygonaler Abplattung, gleich als seien die Eier Furchungszellen eines Furchungsstadiums (Fig. 21, 22).

Ich hoffte, jetzt meine Bemühungen von Erfolg gekrönt zu sehen,

aber vergebens. Bis zum Ablauf der Furchung dauert der feste Anschluss; es liegen dann die abgefurchten Keime polygonal zusammen. Aber waren hier schon die verschiedenen Furchungshöhlen stets getrennt, so wurde mit Bildung der Blastula die Trennung definitiv: stets so viel Blastulae, wie vorher Eier, fanden sich in den Versuchsgläschen.

Die Vereinigung mehrerer Eier zu einer Großbildung gelang also bei *Sphaerechinus* und *Echinus* nicht.

Meine Versuche sind so zahlreich, die Bedingungen des Anschlusses so günstig, dass ich glaube an Stelle des »gelang« ein »gelingt« setzen zu dürfen und somit die Frage für meine Objecte als negativ entschieden anzusehen. Aus diesem Grunde habe ich diesen Anhang veröffentlicht.

Ich würde jedoch sehr erfreut sein, wenn ich mich in dieser negativen Sicherheit irren, und wenn ein Anderer glücklicher als ich sein würde.

X. Über einige allgemeine entwicklungsmechanische Ergebnisse.

Auf Grund eingehend analysirter entwicklungsgeschichtlicher Forschungen, denen es gelang, die Organe eines Thieres in lückenloser Folge auf Furchungszellen zurückzuführen und wohl gar schon zu wissen, dass aus dieser der beiden ersten Furchungszellen die rechte, aus jener die linke Körperhälfte hervorgehen werde, war man zu der Annahme gekommen, es sei die Entwicklung von Anfang an in einer qualitativen Specification des Kernmaterials begründet. In letzterem hatte man den wesentlichen Bestandtheil der Zelle kennen zu lernen geglaubt, und außerdem war eine gewisse Isotropie des Protoplasmas des Eies, wenn schon dieses wohl stets eine ungleichpolige Achse besitzt, durch Versuche[1] direct bewiesen. Das von His aufgestellte Princip der organbildenden Keimbezirke war, so weit man ihm eine wesentlichere und nicht eine bloß descriptive Bedeutung unterlegte, zu einem Princip der organbildenden Kernbezirke umgewandelt.

Außer den angeführten, diese Deutung zulassenden Beobachtungen sprach auch wohl für die Kernspecification im Laufe der Ontogenese der Umstand, dass letztere unter dieser Annahme gewissermaßen am wenigsten räthselhaft erschien.

[1] Roux, Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo. No. 4. Die Richtungsbestimmung der Medianebene des Froschembryo. in: Arch. Mikr. Anat. 29. Bd. 1887.

Freilich kannte man ja schon lange Zeit die Erscheinungen der Regeneration, aber zu ihrer Verdeutlichung reichten verhältnismäßig einfache Hilfsannahmen aus (Weismann); für die »directe Entwicklung« (Roux) nahm man die qualitative Sonderung des sie leitenden Kernmaterials vom Beginne der ersten Furchung an.

Ja, als Roux, welcher schon vorher bewussterweise das eigentliche Fundament einer exact verfahrenden Morphologie gelegt hatte, in seinen so bekannten Versuchen[1] zeigte, dass eine der ersten Froschblastomeren, wenn die andere ihr als todter Körper ansitzt, sich zu einem halben Froschembryo entwickelt, schien man ein gesichertes Gut in der von uns skizzirten Annahme vor sich zu haben. Freilich wurde die fehlende Hälfte durch einen Sprossungsvorgang postgenerirt, aber auf »directem« Wege war eben eine »Halbbildung« entstanden.

Ich bekenne gern, dass auch ich von der Beweiskraft der Roux'schen Versuche überzeugt war. Wenn es mir nun aber gelang, direct zu beweisen, dass die von ihnen *scheinbar* gestützte Annahme *falsch* sei, so möchte ich hier doch Veranlassung nehmen, ganz besonders hervorzuheben, dass meiner Ansicht nach vor Bekanntwerden meiner Versuche die von Roux und in mehr fictiver Weise von Weismann vertretenen Gedanken *nothwendig und berechtigt erscheinen mussten*.

Ich zeigte (Studie I), dass aus einer der ersten Furchungszellen des Seeigeleies auf directem Wege, vermittels gewisser durch Gleiten zu Stande kommender Zellumlagerungen ein ganzer Embryo hervorgeht, dass dies von jedem nicht zu kleinen Furchungsbruchtheil gilt (Studie III, IX), und dass auch ohne Wegnahme von Furchungsbestandtheilen sich die relative Lage der Furchungszellen (-Kerne) durchgreifend modificiren lässt, ohne Entwicklungsschädigungen zu bewirken (Studie IV).

Damit war die Lehre von der *Kernspecification* während der Furchung direct widerlegt und, so weit die Theilbildungen in Betracht kommen, auch den gegen die causale Bedeutung der His'schen *Keimbezirke* sprechenden Daten ein neues hinzugefügt.

Der abgefurchte Keim stellt ein gleichartiges Material in seinen Kernen dar, das war der Schluss, auf den alle meine Untersuchungen hinzielten. Naturgemäß ist derselbe in dieser allgemeinen Fassung zunächst nur für das Seeigelei und die anderen

[1] Roux, Beiträge etc. No. 5. in: Arch. Path. Anat. 114. Bd. 1888.

untersuchten Objecte, welche ähnliche Resultate lieferten (*Amphioxus* nach Wilson, Ascidien nach Chabry), zu ziehen. Andererseits dürfte wiederum diese Einschränkung nur für die etwaige frühe Anlage der Generationsorgane am Platze sein[1], und es wäre seltsam, wenn sich, was die »somatischen Zellen« angeht, das eine Thier (Frosch) so fundamental anders verhielte, als das andere (Seeigel).

Ist dem aber so, dann erwächst uns die Aufgabe zu zeigen, wie denn die Befunde am Seeigel und Frosch vereinbar seien.

Ich habe bereits dieses Problem zu lösen versucht[2], und zwar ergab sich mir diese Lösung gleichzeitig mit derjenigen eines anderen, das sich uns auf Grund unserer Ergebnisse nothwendig darbietet:

Der abgefurchte Keim ist in seinen Kernen ein gleichartiges Gebilde; wie kommt es dann, dass aus ihm eine specifisch gestaltete und gerichtete Larve hervorgeht? Was bedingt das Erscheinen von Ungleichheiten an dem idioplasmatisch Gleichartigen?

Die fertige Pluteuslarve ist bilateral-symmetrisch, das heißt, sie ist nur durch 1 Ebene symmetrisch theilbar, oder auch, sie besitzt 2 ungleichpolige Achsen oder Richtungen, nämlich die Längs- und die Dorsoventralachse. Es gehen ihr aber Stadien voran, welche noch nicht bilateral symmetrisch sind, nämlich die polar differenzirte Mesenchym bildende Blastula und die Gastrula, diese besitzen nur eine ungleichpolige Achse und unendlich viele (∞^1) Symmetrieebenen. Dadurch specialisirt sich unsere Frage zunächst zu dieser:

Was bestimmt die erste Richtung (Achse) des Echinodermenkeims? oder realer ausgedrückt: wie kommt es, dass nun gerade hier, und nicht dort Mesenchym gebildet wird, dass hier, nicht dort das Vorderende der Larve mit seiner typischen Zellverdickung sich bildet, ja wie kommt es, dass diese Ungleichheit überhaupt auftritt?

Ich habe dafür die Anisotropie des Protoplasmas als formauslösenden Factor herangezogen, und diesen Gedanken nebst einigen verwandten näher auszuführen, ist dieses Abschnittes eigentliche Absicht.

In den »Mikromeren«, welche in der That von anderer proto-

[1] Boveri, Über die Entstehung des Gegensatzes zwischen den Geschlechtszellen und den somatischen Zellen bei *Ascaris megalocephala*. in: Sitz.-Ber. Ges. Morph. Phys. München. 8. Bd. 1892.

[2] Driesch, Zur Theorie der thierischen Formbildung. in: Biol. Centralbl. 13. Bd. 1893.

plasmatischer Beschaffenheit sind als die anderen Furchungszellen, glaubte ich die »Richtungsbestimmer« erblicken zu dürfen. Ich sah dabei die Potenzen der einzelnen Zellen zwar, wie mich meine Versuche lehrten, als gleichartig an, aber sie sollten derart »abgestimmt« sein, dass irgendwelche Differenzen der Wandspannung oder ähnliche physikalische Umstände eine Ungleichheit in ihnen schüfen, welche sich in der folgenden gerichteten Entwicklung offenbare. Eben in den Mikromeren sah ich diesen physikalischen Auslösungsfactor, nichts weiter.

Warum diese physikalische Ungleichheit des Gesammtmaterials nun gerade auf einen bestimmten Bezirk desselben die erwähnte specifisch gestaltende Wirkung übe und wie das geschehe, das wäre uns freilich verschlossen, aber doch auch nicht mehr, als die Frage, warum denn der Keim gewisser Wasserpflanzen im Wasser einer anderen Pflanzenform das Dasein verleiht als in feuchter Erde; hier handelt es sich um morphologische Auslösung, die durch ein anorganisches Agens vermittelt wird — auch der Ort specifischer Spannung im Blastoderm wäre für die Stelle an ihm, auf welche er formauslösend wirkt, gleichsam ein Außenkörper; die beiden Vorgänge wären ähnlichen, wennschon, wie später darzulegen ist, nicht gleichen Wesens.

Ich irrte mich, wenn ich in den Mikromeren die Richtungsbestimmer erblickte und konnte selbst zeigen (oben pag. 234), dass ich mich irrte: auch ohne Mikromeren geht die Gastrulation normal vor sich. Dieser Irrthum macht aber den Grundgedanken meiner Ausführung nicht hinfällig.

Es muss eine veranlassende Verschiedenheit da sein, wenn eine veranlasste Verschiedenheit existirt. Dieses muss wenigstens ist für die naturwissenschaftliche Forschung ein Postulat. Auch jetzt noch sehe ich in der anisotropen, einachsigen Beschaffenheit des Protoplasmas den auslösenden Factor; diese erstreckt sich ja nicht nur auf seinen »animalen« Theil, die Mikromeren, sondern wir werden den polar differenzirten Bau des Plasmas für sein Ganzes, also auch für jeden kleinsten Theil von ihm mit Fug und Recht annehmen dürfen. Ist aber dem so, dann kann die einachsige Anisotropie durch Wegnahme von Theilen (Furchungszellen) nie aufgehoben werden, und auch der Druck vermag das Plasma nur zu deformiren, aber nicht seine Beschaffenheitsdifferenzen aufzuheben.

Isotrop also ist das Protoplasma des Echinidencies nur um die Achse, aber nicht in Richtung der Achse, und diese Anisotropie

in der Richtung der Achse veranlasst das spätere einachsig ungleichpolige morphologische Gebilde (Mesenchymblastula, Gastrula).

Es ist somit dem Protoplasma von mir eine größere formbildende (wenn auch nur formauslösende) Rolle vindicirt, als der allgemeinen Anschauung entspricht: seine Differenzen veranlassen (im ersten Entwicklungsverlauf) Differenzen der Kerne, sie sind nicht die Folge dieser — wofern überhaupt Kerndifferenzen im Laufe der Formdifferenzirung eine Rolle spielen. Darüber wissen wir mit Ausnahme der Bildung der Generationszellen nichts.

Vom His'schen Princip der organbildenden Keimbezirke, sofern dieses auf das Protoplasma Beziehung nimmt, unterscheidet sich meine Auffassung dadurch wesentlich, dass sie nicht einen directen Nexus zwischen den Theilen von Ei und Organismus, sondern nur zwischen den Richtungsbeziehungen beider annimmt. Das besagte Princip in strenger Fassung ist, wie erörtert, durch meine Theilbildungsversuche, ja auch durch die von Erfolg gekrönte Befruchtung abgesprengter Stücke des reifen Eies (Hertwig, Boveri) und Anderes (Roux, s. o.) widerlegt.

Ich habe die Thatsache, dass jeder Kern des Echinidenkeims ohne Schädigung der Entwicklung an jedem relativen Orte der späteren Larve liegen kann (Theil I, III, IV, IX), in den Worten ausgedrückt, nach erfolgter Richtungsbestimmung sei die prospective Bedeutung der Blastomeren (resp. ihrer Kerne) eine Function ihrer relativen Lage. In diesem Satze, welcher in Bezug auf das Hervorheben der Kerne der herrschenden Meinung folgt, dass die Kerne im Laufe der späteren (auf die Furchung folgenden) Embryogenese sich »differenziren«, sollte zunächst in möglichst indifferenter Weise der Thatsache Ausdruck verliehen werden, dass durch den ersten gerichteten Vorgang, nämlich die Mesenchymbildung, zum mindesten noch ein morphologisches Gebilde positiv mitbestimmt ist, nämlich die vordere Polverdickung, welche stets jener gegenüber liegt[1], und dass die anderen Blastomeren in ihrem Schicksal (ihrer prospectiven Bedeutung) in so fern negativ mitbestimmt sind, als sie jedenfalls nun kein Mesenchym oder Entoderm bilden.

Das hier Gesagte bezieht sich lediglich auf die 1. Richtung; der Pluteus aber besitzt 2 Richtungen, und somit müssen wir zur

[1] Man kann das hier Gesagte ohne Benachtheiligung der Hauptsache auch umdrehen.

fruchtbaren Anwendung unseres Satzes zunächst von der Bestimmung der 2., der Dorsoventralachse handeln. Um die Gastrulaachse herum erscheinen zunächst alle »Kerne« gleichwerthig: ja sie sind es, wie meine Versuche über Verlagerung und Wegnahme zeigen (Theil I. III, IV, IX). Es muss aber wieder eine an irgend einer Stelle um die Achse specifisch (maximal oder minimal) angebildete Differenz irgend welcher, also etwa physikalischer Natur, da sein, damit eine morphologische Differenz, die Bilateralität, im Auslösungswege in Erscheinung tritt[1].

Positiv zu zeigen oder auch nur anzudeuten, welcher Art diese sei, war mir unmöglich; nur negativ vermochte ich (Theil VII) zu sagen, dass sie in irgend einer »zufälligen« Richtung des Darmwachsens nicht läge, denn auch ohne Darm bildet sich die Bilateralität des Ektoderms typisch aus. Die Anisotropie des Eiprotoplasmas, welche wir zur Bestimmung der 1. Richtung verwandten, nützt uns hier nichts, denn dieses scheint nur in einer Richtung anisotrop zu sein; wir werden an irgend welche Differenzen denken müssen, die stets vorhanden sind, wennschon der Ort ihrer maximalen oder minimalen auslösenden Ausbildung »zufällig« genannt werden muss.

Das »Idioplasma« ist dann wieder so »abgestimmt« zu denken, dass es mit Ausbildung der bilateralen Symmetrie (d. i. zunächst Ausbildung einseitiger — »dorsaler« — Wölbung und des »ventralen« Wimperringes) morphologisch reagirt. Es scheint mir das hier Angedeutete die naturwissenschaftlich allein mögliche Auffassung der in Frage stehenden Vorgänge zu sein.

Nun haben wir beide Richtungen; wir haben: oben, unten, vorn, hinten und damit rechts, links. Nun ist in der That die prospective Bedeutung jedes von Haus aus indifferenten Kernes (jeder Zelle) durch seinen Ort im Ganzen bestimmt; so wird die

[1] Ich bitte hierzu die Erwägungen zu vergleichen, welche Roux (Über die Zeit der Bestimmung der Hauptrichtungen des Froschembryo, 1883) im Anfang seiner entwicklungsmechanischen Bestrebungen über die »Richtungsbestimmung« anstellte. Roux warf damals die Frage auf, ob denn nicht die Bestimmung der Bilateralität ein ganz neuer Vorgang sei, »welchem das in sich fest geordnete Richtungssystem der Furchung vorausgeht, um dann aber zur Bildung der richtungslosen Blastula zu führen«; er glaubte diese Frage negativ entschieden zu haben dadurch, dass er zeigte, wie normalerweise die erste Furche des Froscheies die Lage der künftigen Medianebene bezeichnet. Der weitere Verlauf der Forschung hat gezeigt, dass jene Frage trotz scheinbarer Gegenargumente doch zu bejahen ist.

Mundhöhle »unten«, nicht oben, und zwar in bestimmtem relativen Abstand vom »vorderen« Ende entstehen, d. h. die Zellen, welche an dem bezeichneten Orte liegen, werden der Ausgang zur Bildung der Mundhöhle werden u. s. w.

Freilich gelten hier gewisse Einschränkungen. Ehe wir aber auf diese eingehen, wird zu zeigen sein, wie nun unsere bisherigen Ausführungen zugleich die anscheinend so abweichenden Resultate der Roux'schen Versuche am Froschei mit den Ergebnissen am *Amphioxus* und Seeigel unter einen Gesichtspunkt zu bringen gestatten. Doch soll dies, da es schon einmal geschah[1], ganz kurz erledigt werden.

Am angestochenen Froschei verhindert die anliegende todte Hälfte, dass seine Furchungszellen sich durch Gleiten umordnen und eine kugelige Blastula bilden; die Blastula ist vielmehr eine Halbkugel. Da somit jede Zelle diejenige relative Lage in der vervollständigt gedachten virtuellen, nur zur Hälfte lebenden Kugel-Blastula behalten hat, welche sie auch in der realen Kugel-Blastula einnehmen würde, so wirkt der richtungsbestimmende Einfluss der beim Froschei sehr typisch ausgebildeten einachsigen Protoplasma-Anisotropie auf dieselben Zellen, auf die er normalerweise wirken würde und dasselbe gilt von der 2. Richtungsbestimmung. So wird uns also eine specifisch bestimmte Formbedeutung jeder Zelle dadurch vorgetäuscht, dass sie ihre relative Lage im virtuellen Ganzen nicht verändern konnte.

Wir sagten, der Satz, dass die prospective Bedeutung jeder Zelle nach erfolgter Richtungsbestimmung eine Function ihrer Lage sei, bedürfe einer gewissen Einschränkung, oder ich will lieber sagen, Erläuterung.

Wenn wir mit ihm aussagen wollen, dass jede Zelle (jeder Kern) dasjenige Schicksal erfährt, welches sich als Resultirende aus allen auf ihren Ort im Ganzen wirkenden Formbildungsfactoren in jedem vorliegenden Falle ergiebt, und dass sie daher, weil sie relativ anders liegen kann (Studie IV), auch von einer anderen Formbildungsresultirenden bestimmt zu werden vermag, so ist er jedenfalls wahr, aber zu allgemein zu fruchtbarem Gebrauch. Unser Satz ist in diesem Sinne nur der allgemeinste Ausdruck, welcher sich den von mir ermittelten Thatsachen geben lässt.

---

[1] Biol. Centralbl. 13. Bd. 1893.

Zu näherer Einsicht in das Wesen der Formgestaltung bedarf es einer Analyse der verschiedenen formbildenden Factoren.

Wir ließen die erste Organbildung, welche zugleich die 1. Hauptrichtung der Larve bestimmt, durch physikalische Ungleichheiten ausgelöst werden. Sehen wir bei unserem speciellen Object einmal von der Mesenchymbildung ab und betrachten wir, was uns, die wir nur von Principiellem handeln, erlaubt ist, als erste Organbildung das zur Entstehung des Darmes führende Wachsen, so würde also eben dieses örtlich im Auslösungswege bestimmt werden. Es verdankt sein örtlich bestimmtes Auftreten einer Correlation.

Nehmen wir nun auch die 2. Hauptrichtung als durch Correlation bestimmt an, so sind diejenigen Vorgänge, an denen sich die hiermit entstandene Bilateralsymmetrie am deutlichsten bethätigt, die Bildung der Arme und der Mundhöhle.

Von der Armbildung hat es Herbst sehr wahrscheinlich machen können, dass sie ebenfalls im Auslösungswege vor sich geht: in der That hängen Lage und Zahl der Pluteusarme von Lage und Zahl der kleinen Kalkbildungszellen ab. Herbst lässt das Armwachsen durch einen von der Kalkbildung ausgehenden Reiz erfolgen.

Machen wir uns ganz klar, was das heißt. Man könnte zu der Annahme kommen, dass durch Bestimmung der beiden Hauptrichtungen der Larve ihre Organe unmittelbar in ihrer Lage mit bestimmt seien; wenn einmal Vorn, Hinten, Oben, Unten gegeben ist, so könnte man denken, seien z. B. die Arme auch örtlich bestimmt, indem sie etwa stets »unten« und zwar in der relativen Entfernung x vom vorderen Pol lägen, wie wir Ähnliches für die Mundhöhle andeuteten. In diesem Falle wäre also durch die Richtungsbestimmungen unmittelbar den Zellen ihre Signatur aufgedrückt; ihre prospective Bedeutung wäre unmittelbar und lediglich Funktion ihrer Lage im Ganzen; dieser Satz verlöre die ihm oben gegebene allgemeine Bedeutung.

Wir könnten derartige Erscheinungen mit einem Ausdruck von Roux Selbstdifferenzirungen nennen; freilich nicht in dem Sinne des Autors dieses Namens, dass Zellen von vorn herein eine bestimmte prospective Bedeutung hätten, aber doch in dem, dass sie durch die auf dem Correlationswege geschehene Richtungsbestimmung, und zwar nur durch sie diese erhalten.

Dass ein solches Geschehen in der Armbildung nicht vorliegt, zeigen eben die angeführten Untersuchungen Herbst's; sie dämmen dadurch den Bereich auch der soeben skizzirten sekundären Selbst-

differenzirung wesentlich, ein. Es dürfte, wie gesagt, dieser formbildende Factor eine wesentlich negative Bedeutung haben, nämlich die, dass nach einer Organbestimmung die von ihr nicht betroffenen Zellen eben nicht diese betreffende prospective Bedeutung erhalten. Doch mögen immerhin auch wirkliche Positionswirkungen, wie wir an Stelle des zweideutigen Ausdrucks Selbstdifferenzirung zu sagen vorziehen, vorhanden sein: so dürfte, wie schon oben gesagt, die der Echinidengastrula eigene Verdickung des vorderen Körperendes wohl wirklich immer gegenüber dem Gastrulationsort (oder umgekehrt!) stattfinden, und für die Mundhöhle gilt vielleicht Entsprechendes.

Positionswirkungen treten also mit den allgemeinen richtungsbestimmenden Correlationswirkungen zugleich in Erscheinung, ja sie sind, da letztere nur eine besonders hervorgehobene Abstraction aus ersteren sind (denn die »Aehsen« sind doch keine realen Gebilde), im Grunde mit ihnen identisch; die Inductionswirkungen stehen beiden gegenüber. Es ist für den Begriff der Inductionswirkung gleichgültig, ob das inducirende (auslösende) Äußere wirklich der Außenwelt angehört oder ein Theil des Organismus ist, es muss nur für den afficirten Ort »außen«, d. h. darf mit ihm nicht fest verbunden sein, nicht mit ihm ein mechanisches Ganze bilden. Die Entstehung der Pluteusarme wäre in diesem Sinne ein Inductionsvorgang, d. h. also zwar auch wie die allgemeine Richtungsbestimmung ein Auslösungsgeschehen, eine morphologische Reaction, aber nicht ein solches, welches aus starren Beziehungen zum Ganzen resultirt, sondern ein solches, welches von außen »inducirt« wird, welches zu der ersten Geschehensart neu dazukommt[1].

Am abgefurchten Echinidenei vermag also — wenn wir uns auf die typische Pluteusentwicklung beschränken — jede Zelle Ausgang der Entodermbildung zu werden; ist aber die erwähnte Differenzirung eingeleitet, so sind »Ektoderm« und »Entoderm« von einander unabhängige Gebilde.

Am Ektoderm vermag jede Zelle am Wimperkranz (der Äußerung der Bilateralsymmetrie) Theil zu haben; ist sein Ort aber bestimmt, dann bildet er sich selbständig weiter.

Am Wimperkranz endlich vermag jede Zelle Ausgang der Arm-

---

[1] Die von uns eingeführte Terminologie ist in der Botanik üblich; vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie. Bd. 2.

bildung zu werden; ist diese aber durch Induction fixirt, dann geht sie selbständig vor sich.

Am Anfange also ist jede Zelle des Keimes omnipotent, im Entwicklungsverlauf wird im Correlations- (incl. Positions-) und Inductionswege die Zahl der prospectiven Möglichkeiten geringer, schließlich (früher bei Positionseffecten, später bei Inductionswirkungen) ist die prospective Bedeutung eindeutig bestimmt; der Keim besteht jetzt aus einer Anzahl selbständiger, unabhängiger Theile: er schuf sich diese Ungleichheiten selbst.

Er selbst ist Reiz und Reizeffect in überaus verwickelter Beziehung[1].

Sind also die Organe ihrer Anlage nach ausnahmslos die Folgen correlativen Geschehens im weitesten Sinne, so sind sie in ihrer Ausbildung im wahren Wortsinne Selbstdifferenzirungen. Dass das Ektoderm sich ohne das Entoderm in toto selbst zu differenziren vermag, habe ich oben pag. 224 direct gezeigt.

Das »Sich-selbst-Differenziren« ist zwar immer ein zusammengesetztes Geschehen; der Ausdruck ist immer nur relativ, d. h. in Bezug auf ein Gewisses, von dem Abhängigkeit nicht statthat, zu verstehen, dürfte jedoch zu Missverständnissen keine Veranlassung geben: innerhalb jedes sich selbst differenzirenden Theiles als eines Ganzen kann jede Art von Correlations-, Positions- und Inductionswirkung statt haben.

Wir haben die verschiedenen Arten der Formbildungsauslösung bisher nur für den Seeigelkeim festgestellt, ja auch für diesen war das Gesagte zum Theil hypothetisch.

Wenn wir nun aber unsere Ausführungen naturgemäß zwar an dem uns nahe liegenden Specialfall erläuterten, aber dieselben doch

---

[1] Lehrreich ist folgende Betrachtung: Die Mesenchymbildung ist örtlich durch die erste allgemeine Richtungscorrelation (Anisotropie des Protoplasmas) bestimmt; letztere löst als specifische morphologische Reaction für gewisse Zellen die genannte Bildung aus; die Mesenchymzellen werden dadurch selbständig, unabhängig, ja in Bezug auf das Übrige des Keimes »Außenwelt«, und zwar in dem Maße, dass sie jetzt als formauslösende inducirende Reize auf das Übrige wirken (Armbildung nach Herbst), also auf das, woraus sie auf dem Wege des Correlationsreizes hervorgingen: der Keim schuf sich Ungleichheit, und diese schafft ihm eine neue.

als im Princip allgemein anwendbar bezeichnen, so erwächst uns die Aufgabe, die Möglichkeit solcher Anwendung wenigstens an einem weiteren Beispiel skizzenhaft zu zeigen. Wir wählen die kürzlich so gut untersuchte Entwicklung des Anneliden *Nereis*[1].

Hier ist Bilateralität (also schon beide Richtungen) bereits am vierzelligen Stadium äußerlich sichtbar. Wir sehen darin die Folge eines bereits am ungefurchten Ei ausgeprägten bilateralen Baues. Nach Analogie mit unseren Versuchen müssen wir die Kerne des Annelideneies für gleichwerthig halten: es müsste ohne Schaden gelingen, die Kerne der verschiedenen Furchungszellen zu vertauschen. Der Bau des anisotropen Protoplasmas prägt erst secundär den Kernen ihre prospective Bedeutung durch Correlation und Position auf. Es dürfte das Protoplasma des *Nereis*-Eies in weit höherem Grade, als das bei den Echiniden der Fall war, im wahren Wortsinne »präformirt« sein (Somatoblasten, Mesoblasten), Correlation allgemeineren Charakters dürfte directen Positionswirkungen gegenüber zurücktreten.

Doch muss die nähere Ausführung dieser Andeutungen Specialforschern überlassen bleiben.

Recapitulation. Der abgefurchte Keim ist in seinen Kernen gleichwerthig, in Bezug auf sie richtungslos. (Folgerung aus meinen Versuchen.)

Das Protoplasma aber (als Ganzes), dem die Kerne eingelagert sind, besitzt zunächst eine Richtung; diese wirkt (mag das Protoplasma ganz oder nur in Theilen vorhanden sein) bestimmend auf die erste Organbildung, und zwar wirkt sie als physikalisches Agens nach Art eines formauslösenden Reizes. (Nothwendige Hypothese.)

Ähnliches gilt von der 2. Richtung.

Mit den im Wege einer Correlation zum Ganzen durch Auslösung bestimmten Richtungen können auch zugleich bestimmte Organbildungen dem Ort nach bloß durch Position d. h. durch Lagebeziehung zu den Richtungen (Ordinaten) mit ausgelöst werden.

Andere Organbildungen werden durch Fremdes ausgelöst (Induction), sei dieses eine äußere Kraft (Licht bei den Lebermoosen) oder ein Bestandtheil eines bereits unabhängig vom Ganzen gewordenen

---

[1] E. B. Wilson, The Cell-Lineage of *Nereis*. in: Journ. Morph. Boston Vol. 6. 1892.

(sich »selbst differenzirenden«) Abschnittes des ganzen Keimes. (Bildung der Pluteusarme.)

Die Entwicklungsmechanik hat es nur mit den hier skizzirten Formbildungsarten[1] zu thun. Diese sind also sämmtlich Auslösungen. Die Entwicklungsmechanik studirt nur, auf welche Reize hin Form (Organbildung) ausgelöst wird. Sie kann freilich diese Auslösungsvorgänge weiter analysiren, als das hier geschah, so z. B. (cf. Herbst) auf Verschiedenheiten oder vielmehr ein Verschiedenwerden der Zellen zurückgehen, im Princip ist das gleichgültig.

Die Entwicklungsmechanik studirt also diejenigen Reactionsmittel, durch welche Organbildung (Entwicklung) ins Dasein tritt.

Das Specifische der Reactionen nimmt sie hin.

So kann sie z. B. auf die Frage, warum denn beim Seeigelei die Achsenanisotropie des Protoplasmas normalerweise gerade diese typische Darmbildung auslöse, nur sagen: desshalb, weil das Ei eben darauf »abgestimmt« ist. Eine Antwort, die freilich, mag sie auch noch weiter analysirt werden, recht wenig besagt; aber sie besagt das, was möglich ist.

Die specifische Art der — sei es einer Induction, sei es einer Correlation (oder Position) — folgenden Reactionen und deren specifische Combination, welche die specifische »Form« ausmacht, ist hinzunehmen.

Nun können aber auch diese specifischen organbildenden Reactionsarten modificirt werden.

Wenn Herbst dadurch, dass er Eier von Seeigeln in eine Lithiumlösung bringt, nicht eine »Gastrula«, sondern eben eine »Lithiumlarve« entstehen sieht, so liegt eine derartige Veränderung der Reactionsart vor. Theilung nebst Wachsthum in einem gewissen Bezirk der Blastula sowie Ausbildung eines specifischen histologischen Charakters der betreffenden Zellen kennzeichnet bekanntlich die »Gastrulation« der Seeigel. Beide Processe veranlassten Herbst, auf einen weit größeren Bezirk der Blastulawand überzugreifen (abgesehen von vielem Anderen). Auch hier ist der betreffende an Stelle der normalen Gastrulation eintretende Theilungs- und Differenzirungsprocess eine Erscheinung, die dem Ort nach als durch die Anisotropie des Plasmas ausgelöst

---

[1] Andere Formbildungsarten: a) Regeneration, b) functionelle Anpassung, gehört als Reaction auf Äußeres zur Induction. c) Massencorrelation (His, Roux) ist nichts Vitales.

zu denken ist. Die Art der Auslösung, die specifische organbildende Reactionsart, ist eben verändert.

Ähnlich liegen die Dinge mit dem Wimperkranz. Im »Normalen« (in Seewasser) ist sein Ort wahrscheinlich durch Position, d. h. durch Lagebeziehung zu den beiden vorher bestimmten Achsen gegeben, er grenzt die »dorsale« von der »ventralen« Fläche ab; an den Lithiumlarven hat der Wimperkranz eine andere, immerhin wohl durch Positionsauslösung bestimmte Lage.

Diese Veränderungen der specifischen Reactionsart sind durchaus nicht mit den Veränderungen zu verwechseln, welche als Formreactionen (auf Correlation oder Induction) eben zur Formverschiedenheit (Organbildung) am gegebenen Keim führen.

Wir sagten oben: die Entwicklungsmechanik studire nur die zur Formbildung führenden Auslösungsarten, die specifischen Reactionsarten und deren Combination nehme sie unter dem Namen einer »specifischen Form« als gegeben hin. Ist diese verändert, so liegt eben eine »andere Form« vor; die Lithiumlarve ist in der That eine solche.

Durch die Einwirkung des Lithiums, um den Gegensatz der Vorgänge nochmals scharf zu betonen, sind also nicht die zur Formbildung führenden Auslösungen wachgerufen, sondern deren Art ist verändert worden, nicht Theile des Keimes haben formbildend reagirt, sondern — mag das auch paradox klingen — die Reactionsfähigkeit des Keimes hat reagirt, d. h. sie ist verändert, und der Keim reagirt daher auf die wie sonst statthabenden und zur Richtungsbestimmung und Organbildung führenden Auslösungsreize (Inductionen und Correlationen) anders als sonst.

Die Versuche Herbst's mit Lithium haben also zwei Seiten. Einmal wohl eine »entwicklungsmechanische«, sie zeigen im Allgemeinen, dass Zellen auch eine andere prospective Beziehung haben können, als sie im Normalen haben: Herbst macht Ektodermzellen zu Entoderm. Zum Anderen haben sie eine große Bedeutung für die aufs Specifische gehende Formenkunde: er verändert »Formen«. Da diese Veränderung der »Form«, d. h. der auf entwicklungsmechanische Reize sich bethätigenden morphogenen Reactionsfähigkeit nun selber einen Auslösungscharakter besitzt (kurz gesagt desshalb, weil sich der Effect des Lithiumsalzes nicht vorhersagen lässt[1]), so

[1] Über diese und verwandte Fragen wird an anderem Orte von mir gehandelt werden.

sage ich: auf dem Reactionswege verändert er die (entwicklungsmechanische, specifische) Reactionsfähigkeit.

Wenn ich sage, sowohl die specifische Art der entwicklungsmechanischen Reactionswirkung wie auch die Combination dieser Wirkungsarten seien hinzunehmen, so heißt das, es lasse sich in Hinsicht auf sie nicht eine irgendwie weiter oder vielmehr tiefer gehende Einsicht gewinnen. So ist, um durch Beispiele zu erläutern, keine Antwort auf die Frage zu geben, warum die Anisotropie des Echinideneies gerade diese typische Mesenchym- und Darmbildung auslöse (mag der Vorgang selbst auch noch so gut analysirt sein, cf. Herbst), noch auch lässt sich mit Erfolg fragen, warum am Seeigelei diese ganze Folge von entwicklungsmechanischen Reactionswirkungen überhaupt statt habe.

Da die specifische Form eben etwas Letztes ist, so ist auch meine entwicklungsmechanische Theorie trotz ihres scheinbar epigenetischen Charakters evolutionistisch, d. h. sie setzt alles Specifische der betrachteten Form voraus als Anlage des Keimes, wenn schon diese Anlage durch Veranlassungen successive zu entfalten ist; und zwar ist ihr nicht nur die Combination der veranlassten Wirkungen specifisch, sondern jede einzelne dieser, so dass die Entwicklungsmechanik bereits innerhalb ihres engeren Bereiches auf letzte Unverständlichkeiten führt.

Alles Dieses gilt, wenn auch sämmtliche speciell von mir getroffene entwicklungsmechanische Annahmen verfehlt wären.

Weismann's Entwicklungstheorie ist dadurch auch äußerlich evolutionistisch, dass sie von gegenseitigen Veranlassungsbeziehungen im Keime nichts wissen, sondern das gerichtete Geschehen der Embryogenese unmittelbar und vollständig durch die Befruchtung in Betrieb gesetzt werden lassen will und dieses nicht in eine Reihe in gewissem Sinne von einander unabhängiger Phasen auflöst. Weismann's Theorie ist in ihrer Strenge durch meine Druckversuche (Studie IV*b*) widerlegt und wurde auch schon durch ihre unbegrenzten Hilfsannahmen zum mindesten eines wirklich principiellen Charakters entkleidet.

Eine specifische Reactionswirkung, wie sie die Entwicklungsmechanik für ihre einzelnen Phasen fordert, ist immer in einem specifisch Geordneten begründet, sei diese Ordnung stofflich oder formal. Combination von Wirkungen ist aber stets ein formaler

Begriff. Somit führt die Biologie im Ganzen und in ihren Theilen auf »Form« und zwar auf specifische Form als auf ein Letztes.

In diesen Sätzen aber ist der Beweis enthalten, dass Morphologie nicht nur nicht ein »physikalisch-chemisches« Problem sei (vgl. Studie VI. 3), sondern dass sie auch mit dem allgemeineren Begriff des »Mechanismus« nicht das Geringste zu thun habe.

Nur die Entwicklungsmechanik, welche, wie erörtert, die allgemeinen Bedingungen des Formauslösens studirt, macht hier vielleicht eine schon im Namen liegende Ausnahme, aber auch sie behandelt nicht ein »physikalisch-chemisches Problem«.

Neapel, im Mai 1893.

Erklärung der Abbildungen

auf Tafel 11.

Fig. 1—7 gehören zu Theil VII und sind sämmtlich von *Sphaerechinus granularis*.
Fig. 1. Beginn der Exogastrulation.
Fig. 2. Exogastrula.
Fig. 3. Exogastrula, Beginn der Darmgliederung.
Fig. 4. Prismatische Gastrula mit gegliedertem Außendarm.
Fig. 5. Pluteus mit gegliedertem Außendarm.
Fig. 6. Anenteria (darmloser Pluteus mit Mundhöhle).
Fig. 7. Prismenförmige Anenteria mit Mundhöhle; Schädigung der Kalkbildung verhinderte die Armbildung.
Fig. 8—16 gehören zu Theil VIII, sind sämmtlich von *Echinus microtuberculatus* und (mit Ausnahme von 16) mit Zeiss D* Comp. Oc. 2 gezeichnet.
Fig. 8. Kerntheilung mit unvollkommener Zelltheilung in 30/20.
Fig. 9. *a* Achttheilung mit 2 Mikromeren in einer Mischung von 40 Theilen See- und 10 Theilen Süßwasser. *b* Dasselbe Ei in 16 Zellen. Die 2 vorzeitigen Mikromeren haben kleinste Mikromeren gebildet, 2 rechtzeitige Mikromeren sind entstanden.
Fig. 10. Achttheilung mit 3 vorzeitigen Mikromeren in 40/10.
Fig. 11. *a* Dasselbe mit 4 Mikromeren. *b* Dasselbe Ei in 16 Zellen (4 kleinste Mikromeren).
Fig. 12. Tetraedrisches Vierstadium in der Mischung 35/15.
Fig. 13. Achtstadium aus 35/15; Zellengröße normal, Zellenlage anomal.
Fig. 14. *a* Achttheilung mit 1 vorzeitigen Mikromere in 35/15. *b* Dasselbe Ei in 16 Zellen; die vorzeitige Mikromere bildete eine kleinste Zelle; es ist nur eine rechtzeitige Mikromere vorhanden.
Fig. 15. Achttheilung mit 2 Mikromeren in 35/15.
Fig. 16. *a* Geschnürte Blastula (im Umriss) aus 35/15. *b* Dieselbe als Gastrula, noch etwas verzerrt. *c* Dieselbe; Verzerrung ausgeglichen.

Fig. 17—20 gehören zu Theil IX, sind sämmtlich von *Echinus* und mit Zeiss Apochr. 16 mm. Comp. Oc. 4 gezeichnet.

Fig. 17. *a* Bruchstück eines 16-Stadiums; 2 große Zellen der animalen, 4 mittelgroße der vegetativen Hälfte vorhanden; Mikromeren (der animale Pol) fehlen. *b*, *c* Dasselbe typisch gefurcht.

Fig. 18. *a* Dasselbe. 6 mittelgroße Zellen (also $^3/_4$) der vegetativen Hälfte vorhanden, die ganze animale Hälfte fehlt. *b* Dasselbe typisch gefurcht.

Fig. 19. *a* Bruchstück eines 8-Stadiums; $^3/_4$ der animalen Hälfte vorhanden, wie die typischen Weiterfurchungen (*b*, *c*) zeigen.

Fig. 20. Bruchstück eines 16-Stadiums; die halbe animale Hälfte und $^1/_8$ der vegetativen Hälfte vorhanden.

Fig. 21 und 22. 8 resp. 2 eng an einander gepresste Eier von *Sphaerechinus*.

Über Stoffbildung bei den Meeresalgen

von

Prof. Dr. A. Hansen
in Gießen.

Mit Tafel 12.

In den vorliegenden Blättern erlaube ich mir, einige Beobachtungen zu veröffentlichen, welche während eines Aufenthalts an der Zoologischen Station in Neapel im Frühling und Sommer 1891 angestellt wurden. Dieselben beschäftigen sich mit einigen Stoffbildungsvorgängen bei den Meeresalgen.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, ehe ich auf den Gegenstand eingehe, meinen Dank dem Großherzoglich Hessischen Ministerium des Innern und der Justiz für die Überlassung des Arbeitsplatzes an der Station abzustatten. Besonders verpflichtet fühle ich mich Herrn Prof. Dohrn für die Unterstützung und Förderung, welche mir mit der allgemein bekannten Bereitwilligkeit in Neapel zu Theil wurde.

So ausführlich die Gestaltungsvorgänge bei den Meeresalgen seit den epochemachenden Arbeiten Nägeli's und Thuret's, namentlich so weit sie die Fortpflanzung betreffen, bei einer großen Anzahl von Arten untersucht worden sind, so wenig ist über Stoffaufnahme, Stoffbildung und Stoffumbildung bis jetzt zu Tage gefördert worden. Man steht auf diesem Gebiete noch ganz in den Anfängen. In den zahlreichen Arbeiten über die Morphologie der Vegetations- und Sexualorgane finden sich neben der Beschreibung der Zellformen nur Andeutungen über die Stoffe, welche den Inhalt der Zellen bilden.

Klein[1] hat eine Anzahl von Beobachtungen über Krystalloide bei Florideen veröffentlicht, welche von Interesse sind. Durch seine Untersuchungen wurden bei 5 Chlorophyceen und bei 15 Florideen Krystalloide nachgewiesen. Spricht auch die Verschiedenheit der untersuchten Gattungen dafür, dass man eine größere Verbreitung der Krystalloide auch bei anderen Arten annehmen darf, so ist andererseits bei dem Versuch, Klein's Beobachtungen für die Ernährungsphysiologie zu verwenden, in Rechnung zu ziehen, dass die thatsächlichen Beobachtungen doch immer noch gering an Zahl sind und dass nach Angaben des Autors auch die Krystalloide nicht bei allen Exemplaren derselben Art vorkommen. Klein hat übrigens selbst keine weiteren Schlüsse in Beziehung auf Ernährungsvorgänge aus den von ihm beobachteten Thatsachen gezogen. Ich glaube nach dem Studium derselben auch nicht, dass diese Beobachtungen, welche sonst bei dem spärlichen Material, welches vorliegt, bemerkenswerth sind, ein Licht auf die Ernährung der Florideen werfen, welches allgemeinere Betrachtungen ermöglichte.

Wie wenig sonst bisher auf die Stoffbildung der Meeresalgen Rücksicht genommen wurde, geht daraus hervor, dass zusammenfassende Darstellungen gar nicht darauf eingehen. In der bekannten Abhandlung Falkenberg's[2] findet sich gar nichts über Ernährungsvorgänge der Meeresalgen, und auch Hauck in seiner Flora geht in der allgemeinen Einleitung über diesen Punkt hinweg.

Das Wenige, was in unserer Zeit z. B. von Schmitz, Berthold u. A. mitgetheilt wurde, ist im Wesentlichen ein Erbtheil der älteren Litteratur. Die älteren Angaben sind aber trotz der hervorragenden Autoren, von denen sie stammen, heute nicht mehr als sichere zu betrachten, da sie meistens aus einer Zeit herrühren, wo über die Stoffbildung auch bei den anderen Pflanzen noch sehr wenig bekannt war, so dass es an Vergleichungspunkten fehlte. Um so mehr ist es angezeigt, die älteren Angaben einer Nachprüfung zu unterziehen, um von ihnen aus vielleicht einen Schritt weiter zu gelangen.

Kützing hat in seiner Phycologia generalis 1843 den Stoffen der Meeresalgen ein ausführliches Capitel gewidmet. Die thatsächlichen Angaben Kützing's lassen sich leicht von seinen nicht mehr

[1] J. Klein, Die Krystalloide der Meeresalgen. in: Pringsheim's Jahrb. 13. Bd. p. 23.

[2] P. Falkenberg, Die Algen im weitesten Sinne. in: Schenk's Handbuch der Botanik.

gültigen Vorstellungen über die Zelle und seinen naturphilosophischen Bemerkungen trennen.

Als mineralische Bestandtheile der Tange führt Kützing auf: Chlornatrium, schwefelsaures Natron, Chlormagnesium, Jod- und Bromverbindungen, als Aschenbestandtheile schwefelsauren und phosphorsauren Kalk, Manganoxyd, Eisenoxyd, Thon- und Kieselerde und bei der Verbrennung entstehendes kohlensaures Natron. Ferner hebt er den kohlensauren Kalk als Incrustation hervor, welche die Organisation ganzer Gattungen so eigenthümlich charakterisirt. Diese Daten genügen einstweilen wenigstens, um eine Übereinstimmung der Mineralbestandtheile der Meeresalgen mit denen der höheren Pflanzen zu bestätigen. Man darf annehmen, da wir es bei allen Meeresalgen mit chlorophyllhaltigen Pflanzen zu thun haben, dass Kalium, Calcium, Magnesium, Eisen neben Schwefelsäure und Phosphorsäure zu den unentbehrlichen Mineralbestandtheilen gehören. Eine experimentelle Untersuchung dieser Frage steht noch aus. Es bietet sich aber hier eine dankbare Aufgabe, bei welcher Pflanzen von der Spore an in künstlichen Nährlösungen cultivirt werden müssten, welchen neben reinem Chlornatrium im Procentgehalt des Meerwassers die einzelnen Nährsalze der Chlorophyllpflanzen zugesetzt würden.

Bemerkenswerth erscheint in Beziehung auf diese Frage eine Mittheilung von A. Meyer (Ber. d. D. Bot. Ges. 9. Bd. 1891 pag. 79). Derselbe giebt als Resultat der Untersuchung des Zellsaftes von *Valonia utricularis* an: »Kalk ließ sich nicht einmal in Spuren nachweisen. Das sicher konstatirte Fehlen des Calciums bestätigt die Anschauung, dass dieses Element ohne Bedeutung für die fundamentalen Lebenserscheinungen der Zelle sei.« Da Meyer nur wenig Zellsaft zur Verfügung hatte und nur eine Analyse ausführen konnte, so schien es mir nicht überflüssig, seine Angabe zu bestätigen. Zwar habe ich in allen Fällen der Untersuchung geringe Spuren von Kalk qualitativ nachgewiesen, die Mengen waren aber so gering, dass eine quantitative Bestimmung unmöglich war, mithin kann dieser Kalkgehalt des Zellsaftes für die Ernährung nicht in Betracht kommen.

Ich kann jedoch die Ansicht Meyer's, »das sicher constatirte Fehlen des Calciums bestätigt die Anschauung, dass dieses Element ohne Bedeutung für die fundamentalen Lebenserscheinungen der Zelle sei«, nicht theilen. Diese Ansicht widerspricht den bisherigen Ergebnissen experimenteller Untersuchungen im ganzen Pflanzenreiche

von den chlorophyllhaltigen Phanerogamen bis zu den Pilzen, bei denen allen die unbedingte Nothwendigkeit des Calciums von Niemanden bezweifelt wird. Ich glaube vielmehr, die Armuth des Zellsaftes an Calcium deutet darauf hin, dass dessen ganze Menge vom Protoplasma der Zellen aufgenommen wird, woraus man gerade auf die Nothwendigkeit dieses Elementes für das Zellleben schließen muss.

Was die sonstige qualitative und quantitative Zusammensetzung des Zellsaftes anbetrifft, so habe ich einige Abweichungen von Meyer's Resultaten erhalten, was aus den folgenden Analysen hervorgeht.

I.

Qualitative Analyse: Kalk, Spuren
Magnesium, fehlt
Eisen, fehlt
Schwefelsäure, Spuren
Phosphorsäure, fehlt
Brom, fehlt.

Quantitative Analyse: Trockenrückstand 4,11 %
Anorg. Substanz 3,72 %
Chlor 48,60
Chlorkalium 79,38 } Procente der Asche
Chlornatrium 20,31

II.

Qualitative Analyse: Wie oben.

Quantitative Analyse: Trockenrückstand 4,14 %
Anorg. Substanz 3,90 %
Chlor 45,0
Chlorkalium 76,65 } Procente der Asche
Chlornatrium 25,10

III.

Qualitative Analyse: Wie I.

Quantitative Analyse: Trockenrückstand 4,45 %
Anorgan. Substanz 3,62 %
Chlor 45,61
Chlorkalium 73,23 } Procente der Asche
Chlornatrium 26,59

Bei frischem Zellsafte habe ich eine Reduction mit Fehling'scher Lösung nicht erhalten. Von drei Proben zeigten zwei nach mehrere

Monate langem Aufbewahren eine ziemlich starke Reaktion mit Fehling'scher Lösung.

Sehr unvollkommen noch sind unsere Kenntnisse über die Production der organischen Substanz bei den Meeresalgen. Ob bei ihnen eine ähnliche Übereinstimmung in der Stofferzeugung stattfindet, wie bei den übrigen mit Chromatophoren versehenen Pflanzen, ob die Assimilation in derselben Weise von statten geht, ob als Product Stärke oder andere Kohlehydrate entstehen, darüber lassen sich aus den spärlich vorhandenen Angaben keinerlei allgemeine Sätze aufstellen.

Auch bezüglich der organischen Substanzen, sowohl der Nährstoffe, als der Chromatophorenfarbstoffe, sind die Kützing'schen Angaben trotz ihrer Unvollkommenheit ziemlich unverändert geblieben. Indem Kützing von organischen Substanzen, die die Tange enthalten, Zucker, fette Öle, Schleime und Stärke in Betracht zieht, kann er doch, den damaligen physiologisch-chemischen Kenntnissen gemäß, wenig über die Substanzen aussagen. Er weist auf die essbaren Fucaceen wegen ihres Zuckergehaltes hin, Öltropfen erwähnt er nur für *Chara*, hält auch das Vorhandensein flüchtiger Öle für wahrscheinlich wegen des Geruches mancher Algen[1].

Die schleimartigen Substanzen, für welche verschiedene Namen eingeführt werden, unterscheidet K. nur nach der Consistenz, womit wenig gesagt ist. Es ist desshalb auch besonders nur eine weitere Angabe von Bedeutung, welche bis heute sich erhalten hat: der Stärkegehalt der Meeresalgen.

Kützing schreibt (l. c. pag. 40): »Im Allgemeinen nähert sich der Zellinhalt der Tange den gummi- und stärkemehlhaltigen Stoffen. Gummiartig ist er besonders da, wo man in ihm keine Organisation deutlich wahrnimmt, wo er als bloßer gefärbter Saft erscheint, wie z. B. bei *Griffithsia, Callithamnion, Bryopsis*. In den meisten Fällen ist indessen der Zellinhalt körnig und er stellt dann eine Anzahl solider Kügelchen dar, deren Größe sehr verschieden ist. Während sie hier so klein erscheinen, dass man sie kaum mit der stärksten Vergrößerung deutlich wahrnehmen kann, sind sie dort von einer solchen Größe, dass man sie schon mit schwachen Vergrößerungen bemerkt. Die größeren Zellkügelchen zeigen auch oft eine concentrische Structur. In solchen Fällen sind sie dem Amylum

[1] In dieser Beziehung fiel mir besonders die im Golf von Neapel verbreitete *Halyseris polypodioides* auf.

der Phanerogamen entweder ganz gleich oder nähern sich ihm wenigstens sehr. Bei *Nostoc*, *Palmella*, *Iridaea*, *Grateloupia* u. a. füllt der Zellinhalt in der Gestalt eines einzigen homogenen Kernes die ganze Zellhöhle aus; in den Zellen der meisten übrigen Tange stellt er eine große Anzahl kleiner Körperchen dar.

Die Gestalt dieser Körperchen oder Kerne ist zwar meist kugelig, oft aber auch elliptisch, länglich, selbst fadenförmig (in der Markschicht bei *Grateloupia*); bei einer Art (*Rytiphlaea tinctoria*) fand ich sie linsen- oder scheibenförmig. Jodtinctur färbt den Zellinhalt entweder braun oder blau mit Übergängen ins Violette oder Purpurrothe. Danach unterscheide ich ihn als gummiartig, wenn er mit Jodtinctur braun gefärbt wird, als stärkeartig, wenn er mit Jodtinctur blau, violett oder purpurroth gefärbt wird.«

Aus diesen »stärkeartigen« Substanzen Kützing's wurde nun allmählich in der Litteratur »Stärke«, wie sich in den späteren Publicationen verfolgen lässt. Nägeli beschränkt sich auf wenige kurze Bemerkungen über den Stärkegehalt der Florideen. In der Abhandlung über *Polysiphonia* (Schleiden und Nägeli, Zeitschr. f. wiss. Bot. 3. Bd. 1846 pag. 220) findet sich nur der Satz darüber: »In vielen Arten sind die tertiären Stammzellen zuletzt von Amylumkügelchen gefüllt.« Auch in den »Neueren Algensystemen« ist dieser Punkt nicht ausführlicher behandelt. Auf pag. 186 des reichhaltigen Werkes wird in der Einleitung zu den Florideen bloß erwähnt: »Durch den Zellinhalt, welcher theilweise aus Stärke und aus Farbbläschen besteht, unterscheiden sich die Florideen wie die Algen und die übrigen Pflanzen von den Pilzen.«

In den »Stärkekörnern« dagegen wird pag. 382 der Stärkegehalt der Meeresalgen als durchaus problematisch hingestellt. Nägeli giebt dort an: »Ferner habe ich keine Stärke gefunden bei *Porphyridium*, *Bangia*, *Porphyra*, bei den *Batrachospermeen*, *Lemaneaceen*, *Corallineen*. Auch bei den Fucoideen und Florideen tritt die Stärkebildung sehr zurück und in den meisten Gattungen derselben ist es unmöglich Amylumkörner nachzuweisen.« Nägeli hält also offenbar den Stärkegehalt der Florideen und Fucoideen für unsicher.

Rosanoff und van Tieghem nahmen ziemlich gleichzeitig die Frage wieder auf.

Van Tieghem[1] untersuchte etwas ausführlicher, jedoch nur zwei

[1] van Tieghem, Note sur les globules amylacés des Floridées et des Corallinées. in: Ann. Sc. N. Bot. (5.) Tome 3. 1865 pag. 315.

Arten: *Halopitys pinastroides* Kütz. und *Polysiphonia nigrescens* Grev. Die Resultate der Untersuchung der ersteren Pflanze sind, dass das Gewebe durchsichtige farblose Kugeln oder eiförmige Körper enthält, die zuweilen auch Linsenform oder unregelmäßige Gestalt zeigen. Sie bestehen aus einer farblosen oder röthlichen Membran und einem festen grauen Inhalt, der zuweilen eine einfache oder getheilte Höhlung im Centrum der Körper übrig lässt. Eine Schichtung wie bei den Stärkekörnern und das Kreuz im polarisirten Licht wurde wahrgenommen.

Der Durchmesser betrug 0,013—0,015, im Maximum 0,025 mm.

Jod färbte die Körner rothgelb (jaune rougeâtre); doch änderte sich die Färbung bei Zusatz von weiterer Jodtinctur und Wasser in violett, unter gleichzeitiger Quellung und Lösung der Körner. In Wasser von 70° quellen sie, lösen sich zum Theil und färben sich schön violett (eine auffallende Angabe).

Schwefelsäure und Salzsäure färben die mit Jod gefärbten Körner violett und blau, lösen sie aber zum Theil auf.

»En résumé«, sagt VAN TIEGHEM, »ces globules présentent tous les caractères de l'amidon dans leur forme, leur structure, leurs propriétés optiques etc., mais ils diffèrent des grains amylacés, tels qu'on les définit, par leur coloration en rouge par l'iode. Toutefois ils se transforment facilement en amidon ordinaire sous les influences que je viens de signaler, à la condition pourtant d'être désorganisés et en partie dissous. Cette différence insuffisante pour légitimer l'emploi d'un nom nouveau porte à croire, que nous avons à faire à un principe hydrocarboné isomère de la cellulose et de l'amidon mais intermédiaire entre eux par sa cohésion.

La formation amylacée que les deux exemples précédents définissent nettement, se retrouve avec les mêmes caractères, dans l'immense majorité des Floridées et Corallinées, ainsi que l'établissent des observations que j'ai déjà étendues à plus de trente espèces appartenant à vingt-cinq genres.«

VAN TIEGHEM war jedoch in dem Hauptpunkte über den Stärkegehalt der Florideen einer besonderen Ansicht. Er hielt dieselbe nicht für ein Assimilationsproduct, da er den Florideen trotz der schon vorliegenden Untersuchungen KÜTZING's das Chlorophyll abspricht.

»Les observations précédentes en acquièrent un nouvel intérêt en montrant chez un vaste groupe de plantes cellulaires privées de la chlorophylle et douées, par suite d'une respiration exclusivement

comburante, la formation d'un principe très voisin de l'amidon ordinaire, mais qui ne lui paraît pas être identique.«

Van Tieghem's Schlüsse können wegen seiner Ansicht über den Chlorophyllmangel bei den Florideen keine klaren sein, die ganze Frage wird nur noch räthselhafter.

Eine methodisch viel werthvollere Arbeit als seine Vorgänger lieferte Rosanoff, die um so höher anzuschlagen ist, als dieselbe vor dem Erscheinen der Experimentalphysiologie von Sachs entstand und eine volle Beherrschung der Materie und Methode zeigt, die damals selten war[1].

Rosanoff beobachtete die Sauerstoffausscheidung der Florideen und Phaeophyceen und fand darin eine wichtige Übereinstimmung dieser Pflanzen mit den übrigen, die man wegen der anderen Färbung damals nicht erwartete. Er untersuchte ferner die Chromatophoren der gesammten Meeresalgen und kam zu den von Kützing aus dessen einfachen Extractionsversuchen gezogenen Folgerungen, dass Phaeophyceen und Florideen gewöhnliches Chlorophyll neben ihren specifischen Algenfarbstoffen enthielten. Er wandte sich endlich der Frage zu, ob die Chromatophoren Stärkekörner enthielten, musste dieselbe aber verneinen. Pag. 184 zieht R. das Endresultat: »Je me suis efforcé de trouver dans la masse des grains rouges d'autres granules qui rappelleraient par leurs formes et leurs réactions l'amidon qu'on observe souvent d'une manière si nette dans les grains chlorophylliques des plantes évidemment chlorophyllifères. Mais toutes mes observations m'ont convaincu que les granules pigmentaires des Floridées ne renferment pas d'amidon organisé.«

Diese auffallende Thatsache des Fehlens von Stärkeeinschlüssen in den Chromatophoren veranlasste Rosanoff dazu, in den Geweben der Florideen nach Stärke zu suchen. Nach seinen Angaben fand er solche bei einer ganzen Anzahl von Florideen. Da die Abhandlung Rosanoff's vergriffen ist, scheint es mir zur Bequemlichkeit der Leser zu dienen, wenn ich die wichtigsten Punkte der Beobachtungen citire.

»*Rytiphlaea pinastroides* enthält eine Masse von Stärkekörnern, welche auf polarisirtes Licht wirken und ziemlich schwache concentrische Schichten zeigen. Wässrige und alkoholische Jodlösung färben

[1] S. Rosanoff, Observations sur les fonctions et les propriétés des pigments de diverses algues. Extrait des Mém. Soc. imp. Sc. N. Cherbourg. Tome 13.

sie mahagonibraun. *Polysiphonia Brodiaei* enthält ähnliche Stärkekörner, aber sie sind viel kleiner und finden sich in geringerer Menge vor. Viele Zellen von *Delesseria sanguinea* enthalten in großer Menge Stärkekörner; ihre Menge ist besonders groß in dem basilaren Theil des Stengels und in den Geweben um die Fortpflanzungsorgane. — Die meisten dieser Körner sind sehr klein, aber man findet hier und da andere Körner, welche ungewöhnliche Größe und eine regelmäßige kugelige Gestalt besitzen. Letztere nehmen mit Jod sogleich eine blaue oder violette Farbe an, während bei den kleinen Körnern diese Färbung ziemlich selten eintritt. Wenn man auf die dickeren Körner einen Druck ausübt, so spaltet man sie in mehrere Stücke; wenn man Jodwasser zufügt, so bemerkt man, dass die Blaufärbung immer von der Seite der Bruchflächen beginnt. Die meisten der kleinen Körner färben sich mit Jod dunkelbraun mit einem leichten Stich ins Violette. Alle Körner zeigen ziemlich gut concentrische Schichten und wirken auf polarisirtes Licht wie gewöhnliche Stärkekörner. Kalilauge lässt sie sogleich aufquellen; später lösen sie sich in der umgebenden Flüssigkeit. Erhöhung der Temperatur bewirkt ebenfalls Quellung, aber schwerer als bei den Körnern anderer Florideen. — Alle gequollenen Körner färben sich mit Jod rein blau.«

Die ferneren Angaben Rosanoff's betreffen *Nitophyllum Hilliae*, *Dasya arbuscula*, *Rhodymenia palmata*, *Gigartina mamillosa*, *Ceramium rubrum*, *Iridaea edulis*, *Callithamnion floridulum*, *Griffithsia setacea*, *Bornetia secundiflora*. In den Geweben dieser Algen wurden theils reichlicher, theils nur auf kleine Gewebepartien beschränkt, Körner aufgefunden, welche nach Rosanoff Stärke sind, da sie sich mit Jod meistens bräunen und nach der Quellung durch Wärme oder Kalilauge blau färben.

Über Algen anderer Farbe äußert sich Rosanoff folgendermaßen: »Quant aux autres algues de couleur bleue ou brune, je n'ai pu me convaincre de la présence ou de l'absence de grains amyliques dans leurs tissus. M. Nägeli a vu dans un *Cystoseira* de petits grains enfermés dans la masse des nucléus. S'il était permis de se baser sur les analogies déjà démontrées que présentent les diverses algues entr'elles, on devrait, je crois, supposer l'existence de l'amidon dans tous les groupes des algues.«

Man könnte es nach diesen ausführlichen Angaben Rosanoff's für überflüssig halten, der Frage nach dem Stärkegehalt der Meeresalgen im Allgemeinen nochmals näher zu treten. Auffallen muss es

aber immerhin, dass Rosanoff auch eine Braunfärbung der von ihm beobachteten Körner als Reaction auf Stärke gelten lässt, eine Auffassung, gegen welche doch offenbar Einwendungen zu machen sind.

Auch sonst leuchtet die von Rosanoff auf Grundlage seiner Beobachtungen angenommene Übereinstimmung der Meeresalgen mit den übrigen Pflanzen nicht in allen Punkten ein. Bei den höheren Pflanzen werden die Stärkekörner in den Chromatophoren ausgeschieden und wandeln sich bei ihrer Auflösung in andere Kohlenhydrate um. Bei den Florideen und Phaeophyceen dagegen erscheint die Sache nach obiger Angabe offenbar umgekehrt, und die Stärkekörner Rosanoff's sind erst ein secundäres Product.

Vor Allem aber kommt für die Nothwendigkeit weiterer Untersuchung dieser Punkte in Betracht, dass spätere Beobachter durchaus nicht mit Rosanoff übereinstimmen. Schmitz[1] erklärt zwar wie Rosanoff (l. c. pag. 151): »Zunächst werden bei sämmtlichen Florideen stärkeartige Körner gebildet, welche im Protoplasma der Zelle selbst, nicht in den Chromatophoren entstehen«, aber er fügt hinzu: »Ihrer ganzen Gestalt und Beschaffenheit nach erinnern diese Körner sehr an echte Stärkekörner, allein sie unterscheiden sich doch von denselben durch einzelne Merkmale, namentlich durch die abweichende Färbung, welche sie bei Zusatz von Jod annehmen. Anstatt blau wie die Stärkekörner der Phanerogamen, werden nämlich diese Körner der Florideen in verschiedener Abstufung gelbbraun bis braunroth gefärbt. Man hat dieselben desshalb von den echten Stärkekörnern der Phanerogamen als Florideenstärke unterschieden« (l. c. pag. 153).

Nach den Untersuchungen von Schmitz blieben also nur die Formähnlichkeiten zwischen Phanerogamen- und Florideenstärke übrig.

Die bei den Phaeophyceen beobachteten Körner, welche sich der Florideenstärke analog verhalten, bezeichnet Schmitz als »Phaeophyceenstärke«; sie seien in Wasser und Alkohol unlöslich und werden durch Jodlösung nicht gefärbt.

Aber schon der nächste Autor, den wir aufschlagen, stellt diese Beobachtungen wieder in Frage. Berthold äußert sich in seinem Buche über Protoplasmamechanik pag. 57 folgendermaßen:

»Beiläufig möge an dieser Stelle auch hervorgehoben werden, dass Stärke bei den Melanophyceen nicht vorkommt. Das, was

[1] Schmitz, Die Chromatophoren der Algen. in: Verh. des naturhist. Ver. f. Rheinland u. W. Bonn 40. Jahrg. 1883.

Schmitz neuerdings wieder als solche gedeutet hat, ist kein Amylum. Diese von Schmitz beschriebenen tropfenartigen Massen, welche den Farbkörpern seitlich anliegen, waren mir nicht unbekannt. — Sie bestehen aus eiweißartiger Substanz, nicht aus Stärke, lösen sich beim Abtödten der Algen in destillirtem Wasser leicht und sofort auf, sind durch Jod, Alkohol, Osmiumsäure coagulirbar, lösen sich nachträglich aber noch leicht in schwacher Ammoniaklösung. Nach einhalbstündigem Kochen, durch welches sie innerlich nicht verändert worden waren, lösten sie sich dagegen in Ammoniak nicht mehr. Die vorstehenden Reactionen wurden hauptsächlich an den oberflächlichen Zellen des Thallus von Asperococcus bullosus angestellt. Bei keiner der vielen darauf hin untersuchten braunen Algen habe ich andere Producte im Zellinhalt gefunden, welche etwa der Stärke der höheren Pflanzen oder der der Florideen vergleichbar wären.«

Wenn man zunächst versucht, diese Widersprüche aus den Autoren selbst zu erklären, so glaube ich, dass dieselben sich daraus ergeben, dass von keinem der Beobachter eine größere Reihe von Objecten genauer untersucht wurde, sondern aus den Resultaten an einer Art Analogieschlüsse gezogen wurden. Es soll damit kein Vorwurf erhoben, sondern nur versucht werden, die merkwürdigen Widersprüche vorzüglicher Beobachter zu erklären. Berthold entgegnet übrigens selbst (l. c. pag. 57) einem Vorwurfe von Schmitz: »Ich beabsichtigte gar nicht den Bau des Protoplasmakörpers der braunen Algen näher zu beschreiben, sondern nur auf einige Inhaltsbestandtheile ihrer Zellen aufmerksam zu machen, welche mir ihrer Lage und ihres starken Lichtbrechungsvermögens halber eine biologische Bedeutung als Lichtschirme zu haben schienen.«

Ein neuer Autor, B. Hansteen[1], welcher Fucoideen untersuchte, nennt die körnigen Inhaltsstoffe Fucosan und erklärt diesen Stoff für ein Kohlehydrat. Wie durch die folgenden Untersuchungen gezeigt werden wird, ist es aber unrichtig, ohne Weiteres die Ver-

[1] B. Hansteen, Studien zur Anatomie und Physiologie der Fucoideen. in: Pringsheim's Jahrb. 24. Band 1892. In dieser Arbeit findet sich über die Gewebeformen dieselbe Auffassung, wie ich sie in der vorliegenden Arbeit ausgesprochen habe. Die Resultate meiner 1891 beendeten Untersuchungen habe ich in einem Vortrage in der oberhessischen Gesellschaft am 3. März 1892 mitgetheilt, der in deren Berichten dem Inhalte nach abgedruckt ist. Wie es scheint, hat Hansteen wohl um dieselbe Zeit seine Arbeit verfasst, so dass ein Prioritätsstreit, den ich meinerseits auch für unnöthig hielte, wohl nicht zu befürchten ist.

hältnisse bei den Fucoideen auf alle anderen braunen Algen übertragen zu wollen. Hansteen tritt mit seinen Reactionen wieder Reinke und Berthold entgegen, indem er z. B. pag. 351 bemerkt: »Eine Braunfärbung (durch Osmiumsäure), wie von Reinke und Berthold angegeben, habe ich niemals beobachtet.«

Ich möchte speciell dieser Bemerkung gegenüber hervorheben, dass die vielfach angewendete Methode, die Einwirkung der Reagentien unter dem Deckglas vor sich gehen zu lassen, außerordentlich leicht zu fehlerhaften Resultaten führen kann. Unter dem Deckglas werden oft Strömungen völlig aufgehalten, so dass die Reagentien gar nicht in das Object eindringen. Man kann sich leicht davon überzeugen, wie lange zuweilen bekannte und leicht lösliche Substanzen unter dem Deckglase ihrem Lösungsmittel widerstehen.

Die Übersicht über die vorhandenen Arbeiten ergiebt mit voller Klarheit, dass die Vorstellungen, welche man sich heute über die Stoffbildung machen kann, ganz außerordentlich unvollkommen sind. Die Lösung der Frage ist nicht leicht, und es ist mir auch nicht gelungen, in der vorliegenden Arbeit den Gegenstand völlig klar zu legen. Ich hoffe jedoch, dass die wenigen Resultate als Beitrag zum Fortschritt auf diesem Gebiete gelten können.

1. *Dictyota dichotoma* Lamour.

Die äußere Gestalt der Pflanze oder der Sprosse zu beschreiben, dürfte überflüssig erscheinen gegenüber den Mittheilungen, welche man in den Schriften von Nägeli, Thuret, Cohn und Reinke über die Pflanze findet, ganz abgesehen davon, dass es sich um eine der gewöhnlichsten Meeresalgen handelt. Die Angaben über den anatomischen Bau von *Dictyota* sind dagegen dürftig. Reinke beschränkt sich auf den kurzen Satz: »Die anatomische Structur der Pflanze ist sehr einfach; ein Querschnitt lehrt, dass die Flachtriebe aus drei Zellschichten bestehen: einer kleinzelligen Oberhaut, deren Zellen dicht stehende braune Chlorophyllkörner enthalten, und einer großzelligen, farblosen Mittelschicht. Bei den Rundtrieben findet man dagegen drei bis sechs Lagen von Mittelzellen« (Monographie der Dictyoteen des Golfs von Neapel pag. 4). Die früheren Mittheilungen von Nägeli (Neuere Algensysteme pag. 189) sind zwar etwas ausführlicher, bestehen aber im Wesentlichen aus Angaben über Maße, wie aus dem folgenden Citat hervorgeht.

»Die nervenlose, papierdünne Frons ist linear und dichotomisch.

Sie besteht aus drei einfachen Zellschichten, einer Markschicht und zwei Rindenschichten. Auf Querschnitten liegen immer nur drei Zellen im Querdurchmesser neben einander. Die Rindenzellen sind in größerer Zahl vorhanden als die Markzellen. Doch giebt es dafür kein bestimmtes Verhältnis. Auf vertikalen Querschnitten gehen $1^1/_2$, 2, $2^1/_2$, 3 Rindenzellen auf eine Markzelle. Auf horizontalen Querschnitten dagegen gehen je 3, 4, 5, 6, 7, 8 Rindenzellen auf eine Markzelle. Diese ungleichen Verhältnisse treffen mit dem Umstande zusammen, dass sowohl die Rindenzellen unter einander als die Markzellen unter einander ungleich groß sind. Durchschnittlich zählt man der Länge nach je zwei Rindenzellen, der Breite nach 4—5 Rindenzellen auf eine Markzelle. Die letzteren sind daher auf jeder der beiden Flächen durchschnittlich von 8—10 Rindenzellen bedeckt. Die Markzellen sind gewöhnlich cubisch, mit wenig überwiegendem senkrechten Durchmesser. In den Rindenzellen sind die longitudinalen (nämlich Breiten- und Dicken-) Durchmesser ungefähr gleich, der vertikale Durchmesser aber ist 2—4mal länger.«

Diesen rein messenden Angaben kann man, wie es einem so genauen Beobachter wie Nägeli gegenüber auch kaum erwartet werden kann, Neues nicht hinzufügen. Aber das Mikroskop ergiebt eine Anzahl Thatsachen, auf welche die früheren Beobachter wegen ihrer anderen Ziele wenig Gewicht gelegt haben, die aber heute nicht unwichtig erscheinen.

Da die Figuren Nägeli's bloße Schemata für Maßverhältnisse sind, und Reinke die Anatomie der Vegetationsorgane in seinen Abbildungen nicht eingehend genug behandelt, ist hier auf Taf. 12 Fig. 1 ein Querschnitt durch einen Laubspross von *Dictyota* abgebildet.

Wenn auch ein Blick auf die Figur die Richtigkeit der Angaben Nägeli's vom Aufbau des Körpers der Alge aus zwei Rindenschichten und einer Markschicht bestätigt, so glaube ich, dürfen wir uns heute nicht mehr mit so einfachen topographischen Begriffen begnügen. So einfach die anatomischen Verhältnisse auch bei den Algen sind, so scheint es mir bei den höheren Meeresalgen doch berechtigt, verschiedene Gewebeformen zu unterscheiden mit verschiedenen physiologischen Functionen. Wenn auf den Nägeli'schen Abbildungen bei *Dictyota* eine großzellige Schicht von einer Epidermis oder »Rindenschicht« unterschieden wird, so ist dabei gänzlich der Inhalt der Gewebe unberücksichtigt geblieben. Die Ausrüstung der äußeren Zellschichten mit Chromatophoren veranlasst mich dazu, dieselben

wie bei den höheren Pflanzen als Assimilationsgewebe zu bezeichnen, welches durch seine besondere Aufgabe in einen scharfen functionellen Gegensatz zu der sogenannten Markschicht tritt. Auch bei anderen Meeresalgen, sowohl Phaeophyceen als Florideen, hat man die äußerste Zellschicht im Allgemeinen als Epidermis bezeichnet, dazu giebt jedoch nur die Ähnlichkeit, Gleichmäßigkeit und regelmäßige Anordnung dieser Zellschicht eine Berechtigung. Legt man auf die physiologische Function der Gewebe das Hauptgewicht, so kann man nur zu obiger Auffassung kommen. Dieselbe wird außerdem durch die vergleichende Untersuchung gestützt. Es kommt ja thatsächlich auch bei Meeresalgen eine Epidermis vor, z. B. bei *Scinaja furcellata*. Aber hier ist die Zellschicht thatsächlich farblos, und ihre Nothwendigkeit lässt sich außerdem auch verstehen. Bei *Scinaja* schließt eben das Assimilationsgewebe nicht so fest zusammen, um einen Abschluss gegen das umgebende Medium bilden zu können. Erst die Epidermis bildet die feste Umgrenzung der Sprosse (Fig. 17—20). Es würde aber gewiss unrichtig sein, nun die Epidermis von *Scinaja* mit der äußersten Zellschicht von *Dictyota* zu vergleichen, weil zufällig beide Zellformen mit den Epidermiszellen höherer Pflanzen einige Ähnlichkeit besitzen. Die äußere Zellschicht von *Dictyota* erscheint mir vielmehr der freilich ganz anders geformten subepidermalen Zellschicht von *Scinaja* homolog. Beides ist Assimilationsgewebe. Eine Epidermis fehlt bei *Dictyota* demnach vollständig. Im Übrigen ergiebt ein Querschnitt durch *Dictyota*-Sprosse nicht Alles, was von Wichtigkeit ist. Nur auf die Wandstructur und ihre Tüpfel kann noch hingewiesen werden. Durch einen Querschnitt, d. h. durch einen Schnitt quer zur Längsachse der Sprosse werden die Markzellen geöffnet, da sie in der Richtung der Längsachse der Sprosse gestreckt sind. Aller Inhalt tritt heraus, und die auffallenden Verhältnisse, welche diesen Inhalt betreffen, entgehen ganz der Beobachtung. Daher kann weder die Abbildung von Thuret, noch die von Reinke, welche beide nur Querschnitte liefern, über die Inhaltsbestandtheile eine richtige Vorstellung geben.

Ein richtiges Bild gewinnt man durch Längsschnitte, welche parallel der Längsachse der *Dictyota*-Sprosse geführt sind (Fig. 2). Man beobachtet dann, dass in der Mitte jeder Zelle des »Markgewebes« eine Gruppe von schwach weinroth gefärbten Kugeln liegt, die dem ganzen Gewebe ein höchst auffallendes Aussehen geben. Diese Kugeln sind Fetttropfen. Ihr Vorhandensein wird von Thuret und Reinke, wie auch später von Berthold wohl er-

wähnt, aber ohne dass näher auf die anatomischen und mikrochemischen Verhältnisse eingegangen würde.

Es schien mir durchaus nahe zu liegen, diese auffallenden Tropfenansammlungen, was bisher noch nicht geschehen ist, mit der Ernährung der Dictyoteen in Zusammenhang zu bringen. Da sich den mikrochemischen Reactionen nach die Tropfen als Fett herausstellten und vorher weder mit der Jodprobe von Sachs noch mikrochemisch bei *Dictyota* ein Nachweis von Stärke gelungen war, so ergab sich von vorn herein die Wahrscheinlichkeit, dass die Ernährungsvorgänge bei den braunen und rothen Meeresalgen wesentlich anders verlaufen, als bei den Landpflanzen oder den übrigen Algen. Man hat bisher immer entweder stillschweigend oder auch thatsächlich das Gegentheil angenommen.

Die Ansammlung der Tropfen in der Markschicht setzt dieses Gewebe auch von vorn herein in einen auffallenden Gegensatz zu den äußeren Zellschichten, so dass sich als Folgerung, wenn man den oben angenommenen Standpunkt über die Definition der Gewebeformen annehmen will, von selbst ergiebt, das Markgewebe als Speichergewebe zu bezeichnen.

Wie bedeutend die Aufspeicherung der Fetttropfen ist, lässt sich besonders gut übersehen, wenn ein flach auf den Objectträger gelegter Spross ohne Weiteres unter dem Mikroskop beobachtet wird (Fig. 3). Stellt man auf die Zellen des Speichergewebes ein, so treten alle Tropfengruppen deutlich hervor und geben dem Spross ein sehr charakteristisches Aussehen.

Besonders auffallend erschien es mir, dass die Gruppe der Fetttropfen ausnahmslos eine mittlere Lage in den großen Zellen einnahm, wodurch eben das äußerst regelmäßige Bild der Stoffvertheilung im ganzen Spross hervortritt. Genaueren Aufschluss über diese Thatsache ergiebt die Beobachtung von Längsschnitten, welche parallel zur Achse der Sprosse angefertigt werden. Die Ursache ist eine mechanische, indem die Tropfengruppen sich central durch Protoplasmafäden, welche mit der Wand in Verbindung stehen, aufgehängt finden. Die Fetttropfen sind durch eine Protoplasmamasse verbunden, und die Anzahl der sehr feinen Fäden ist ziemlich groß, wenn auch in jeder Zelle wechselnd.

Die mikrochemischen Reactionen lassen nur den Schluss zu, dass die Tropfen aus Fett bestehen.

In Wasser unlöslich, fließen sie in Glycerin zusammen, ohne sich zu lösen, es entsteht nur eine Emulsion. In 90%igem Alkohol lösen

sie sich bei der geringen Masse, welche sie in einem mikroskopischen Schnitt darbieten, leicht, wozu ich bemerke, dass die in den meisten mikrochemischen Compilationen wiederholte Thatsache, dass Fette in Alkohol ganz unlöslich seien, falsch ist. In Äther lösen sich die Tropfen auf. Jodjodkalium färbt sie dunkelbraun. Kalilauge macht die Sprosse durchsichtig und lässt zunächst die Tropfen sehr deutlich hervortreten; sie werden dann aber bald, indem schon in der Kälte eine Verseifung eintritt, schaumig und erscheinen durch Lichtabsorption dunkel. Mit wässeriger oder alkoholischer Alkannalösung färben sich die Tropfen roth. Endlich färben sie sich mit 1%iger in Meerwasser gelöster Osmiumsäure tiefschwarz, wie die Fette es thun.

In geringer Menge lassen sich auch Kohlehydrate in denselben Pflanzen nachweisen. Fehling'sche Lösung wird reducirt, aber nur in den Chlorophyllzellen. Die großen Zellen zeigen keine Reaction, so dass die Tropfen kein Zucker sein können. Letztere werden durch die alkalische Lösung verseift und werden schaumige Tropfen, welche mehr oder weniger lange erhalten bleiben.

Die Speicherzellen enthalten neben Protoplasma und den Fettmassen nur ganz vereinzelte Chromatophoren. Es ist also nicht anzunehmen, dass die wenigen Chromatophoren diese Menge Fett gebildet hätten. Die beträchtlichen Fettmassen müssen an den Ort ihrer Aufspeicherung gewandert sein, und die Orte der Bildung liegen anderswo. Es könnte dabei immer noch eine nachträgliche Umwandlung eines anderen Bildungsproducts in Fett eingetreten sein. Jedenfalls lag der Gedanke nahe, die Fettmassen aus Vorgängen im Assimilationsgewebe herzuleiten.

Die Untersuchung der Chromatophorenschicht ergab, dass die Chromatophoren, deren Freisein von Stärke schon oben erwähnt ist, überhaupt keine Einschlüsse enthalten. Wohl aber ergiebt sich sicher, wenn man die Chromatophorenschicht von oben mikroskopisch beobachtet, dass den Chromatophoren oberflächlich kleine Tropfen ansitzen, welche sich mit Osmiumsäure intensiv schwarz färben, also offenbar schon aus demselben Fette bestehen, wie die großen Tropfen des Speichergewebes.

Bessere Auskunft über die Verhältnisse in den assimilirenden Zellen geben Schnitte durch die Sprosse parallel zur Längsachse, wo man mit größter Deutlichkeit beobachtet, dass an der dem Zellraum zugewendeten Seite der meisten Chromatophoren kleinere oder größere Tropfen sitzen, welche mit Osmiumsäure schwarz werden (Fig. 2). Der Schluss, dass die Chromatophoren das Fett durch Assimilation

produciren, und dass es allmählich in das Speichergewebe einwandert, scheint mir schon aus diesen Beobachtungen nicht ohne Berechtigung zu folgen. Ich werde später aber die Ansicht noch durch einige andere Beobachtungen stützen.

In ihren Eigenschaften stimmen die Chromatophoren, wie aus meinen Untersuchungen der Phaeophyceen und Florideen hervorgeht, bei den Meeresalgen doch wohl nicht so sehr mit den Chromatophoren der übrigen Pflanzen überein, wie man im Allgemeinen anzunehmen pflegt. Man kann das auch eigentlich nicht erwarten, wenn man sich vergegenwärtigt, in welchem Medium die Meeresalgen leben. Das Protoplasma und alle protoplasmatischen Gebilde müssen unbedingt andere Eigenschaften besitzen bei Pflanzen, welche in einer 3—4%igen Salzlösung leben. Landpflanzen oder Süßwasserpflanzen würden der Plasmolyse unterliegen, was die Meerespflanzen nicht thun. Sie müssen desshalb in ihren Protoplasmakörpern anders organisirt sein.

Die Chromatophoren von *Dictyota* zeigen auch schon bei einfachen Eingriffen ein eigenthümliches Verhalten. Bei Zutritt von Alkohol zerfließt die ganze Masse der Chromatophoren. Behandelt man Pflanzen längere Zeit mit Alkohol, so werden sie farblos, aber auffallend ist dabei, dass das Assimilationsgewebe so durchsichtig wird, dass das großzellige Gewebe sehr deutlich hervortritt. Das ist weder bei Behandlung mit Kali der Fall, noch tritt es durch Glycerin ein. Es hat den Anschein, als ob der ganze Inhalt des Assimilationsgewebes durch Alkohol aufgelöst sei. Jodfärbung ergiebt aber, dass nur ein Zerfall in einen kleinkörnigen Inhalt stattgefunden hat. Der Alkohol bewirkt also offenbar hier ganz andere Vorgänge als bei anderen Chromatophoren, was in der besonderen Organisation dieser begründet ist.

Kehren wir zu der Tropfengruppe des Speichergewebes zurück, so fällt es zunächst auf, dass die Tropfen in einem solchen Stadium, wie es in Fig. 2 abgebildet ist, nicht zusammenfließen, trotzdem sie sich berühren. Die Annahme, dass jeder Tropfen von einem Protoplasmahäutchen umgeben ist, drängte sich mir unmittelbar auf, wird aber auch durch die Entstehung der Tropfen bestätigt. Ich suchte, um einen Schritt weiter zu kommen, zunächst Veränderungen der Fetttropfengruppe zu veranlassen. Ausgehend von den Vorgängen in stärkehaltigen Pflanzen suchte ich zu erfahren, ob in verdunkelten Dictyoten die Tropfen aufgelöst würden. Sie blieben jedoch trotz tagelanger Verdunkelung der Pflanzen unverändert, und

ich musste mir auch sagen, dass eigentlich kein Grund zum Verbrauch der Fettmassen vorlag, da in der kurzen Zeit für Wachsthums- und Athmungsvorgänge der Stoffverbrauch relativ gering sein dürfte.

Ich nahm desshalb anderes Material zur Beobachtung, welches nicht in Ruhe, sondern in lebhafter Vegetation war. Reinke hat, wie bekannt, die Entstehung von Adventivsprossen bei *Dictyota* beobachtet, welche am Rande oder auf der Fläche des Laubes entstehen und ihren Anfang nehmen, indem eine Epidermiszelle sich mit dichterem Protoplasma füllt, sich über die Oberfläche des Laubes erhebt und durch eine Querwand ihrer Spitze die Scheitelzelle des neuen Sprosses bildet (l. c. pag. 6).

Derartiges Material mit reichlichen Adventivsprossen und Fortpflanzungsorganen ergab bei der mikroskopischen Untersuchung ein anderes Bild des Gewebes. Aus den Schnitten ging offenbar hervor, dass das Fett des Speichergewebes auf der Auswanderung zu den Orten der Organbildung begriffen sei (Fig. 4 *a*—*c*).

Anstatt der geordneten Gruppen der Fetttropfen, wie sie oben beschrieben wurden, welche den Eindruck von ruhenden Stoffen ohne Weiteres hervorrufen, zeigte sich an dem vegetirenden Material der Inhalt in allen Zellen in Auflösung begriffen. Die Tropfen waren in eine Emulsion aus zahllosen kleinen Tropfen umgewandelt, welche in einem mittleren Protoplasmaklumpen lag, der seinerseits durch das feine, zum Theil sehr complicirte Fadenseptum in centraler Lage hing. Nur einzelne Tropfen hatten noch ihre Form und Größe behalten. Das Auffallendste war jedoch, dass eine vom Centrum nach der Peripherie gerichtete Bewegung der kleinen Tröpfchen und Tropfen zu beobachten war. Die Tropfen glitten entweder in den Protoplasmafäden hin oder an ihnen entlang, so dass ein Phänomen entstand, wie die Körnerbewegung bei der Protoplasmaströmung.

Da diese Beobachtungen an Schnitten angestellt werden müssen, so ist es zwar nicht möglich, die Auswanderung des Fettes im Einzelnen noch weiter zu verfolgen; allein ich kann die Beobachtungen mit keinem andern Gedanken vereinigen, als dass die Wanderung dieser Reservestoffe beim Bedarf nach dem Orte der Organbildung erfolgt. Entsprechend diesem Befunde in den Speicherzellen zeigte auch das Assimilationsgewebe eine Veränderung. Während bei den Pflanzen, wo die Fetttropfen sich noch in Ruhe befinden, die Assimilationszellen nur kleine Tropfen enthielten, fanden sich nun in diesen Zellen ein großer Tropfen oder mehrere.

Ich wendete mich nun wieder zu Pflanzen, welche keine lebhafte Organbildung zeigten, und es gelang denn auch bald, den umgekehrten Vorgang der Einwanderung des Fettes von den Orten der Bildung in das Speichergewebe zu beobachten. Fig. 5 *a* und *b* zeigt zwei Zellen, wo die Ansammlung der Tropfen zu der charakteristischen Gruppe stattfindet. Die Tropfen haben noch den centralen Protoplasmaklumpen nicht bedeckt, sammeln sich aber in der Weise an, wie sie später liegen. Dass es sich hier um den umgekehrten Process, wie oben handelt, schließe ich daraus, dass bei Präparaten, wie die abgebildeten, immer eine thatsächliche Bewegung der kleinen Tropfen in den Protoplasmafäden zu sehen war, welche auf das Centrum zu gerichtet war, also umgekehrt wie bei den Präparaten der Fig. 4. Man sah hier die angelangten Tröpfchen zu größeren verschmelzen. Außerdem geht der Auswanderung, wie es mir nach meinen Beobachtungen erscheint, auch stets eine schnelle Emulgirung der großen Tropfen in zahlreiche kleine voraus, so dass Aus- und Einwanderung ganz verschiedene mikroskopische Bilder geben.

Ob bei der Auswanderung des Fettes ein emulgirendes Enzym mitwirkt, muss ich dahingestellt sein lassen. Eben so kann ich nicht angeben, ob die Fetttröpfchen bei ihrer Wanderung durch die feinen Öffnungen der Tüpfel hindurch gehen. Es scheint dies nicht gerade geboten, da auch Tröpfchen von der oberen Wand der Speicherzelle dem Centrum zuströmten, wo keine Tüpfel liegen. Die Tröpfchen gleiten langsam in den Fäden des Protoplasmas oder an ihnen entlang, vereinigen sich oft schon auf diesem Wege zu mehreren mit einander und wandern dem centralen Klumpen zu, wo sie sich langsam zu großen Tropfen vereinigen. Es scheint mir, dass die großen Tropfen gewissermaßen Vacuolen in der Protoplasmamasse sind und desshalb noch mit einer zarten Protoplasmahaut umgeben bleiben. Sehr oft sind die Protoplasmafäden so fein, dass es aussieht, als ob manche Tröpfchen ihren ganz geradlinigen Weg zum Centrum frei durch die Zelle zurücklegten, was aber eine Täuschung ist.

2. *Taonia atomaria* J. Ag.

Die flachen Sprosse von *Taonia*, welche sich von der Basis nach oben zu fächerförmig verbreitern, verzweigen sich gleichzeitig, so dass die Sprosse unregelmäßig di- bis polychotom in immer schmälere bandförmige Lappen getheilt sind.

Der anatomische Bau der Sprosse ist ähnlich wie bei *Dictyota*: es sind nur zwei Gewebeformen vorhanden, die Chromatophorenschicht und das farblose innere Gewebe. Letzteres besteht aber aus mehreren Zellschichten (Fig. 6). Ältere und jüngere Sprosse unterscheiden sich nur durch die verschiedene Dicke des inneren Gewebes, welches bei jüngeren Sprossen drei, bei älteren bis sechs Zelllagen dick ist.

In der Form ist die Schicht der Chromatophorenzellen der Oberhaut höherer Pflanzen nicht unähnlich, wenn man von Spaltöffnungen absieht. Seiner Function nach ist aber dieses Oberhautgewebe wie bei *Dictyota* ein Assimilationsgewebe, und ich stelle es unter dieser Bezeichnung dem inneren Speichergewebe gegenüber.

Die Chromatophoren sind klein, liegen der Wand an, wie gewöhnlich; schon die Ansicht der Assimilationsschicht von oben ergiebt auch bei *Taonia* das Vorhandensein größerer Tropfen in den Zellen (Fig. 7 u. 8). Da die Chromatophoren keine sonstigen Einschlüsse zeigen, so stehe ich nicht an, in diesen Tropfen wie bei *Dictyota* das Assimilationsproduct zu sehen. Es ist auch hier Fett, da alle bei *Dictyota* angegebenen Reactionen eintreten. Das Speichergewebe von *Taonia* enthält in ganz ähnlicher Weise, wie wir bei *Dictyota* beobachteten, eine centrale von Protoplasmafäden getragene Fettansammlung. Sie besteht jedoch nicht wie bei *Dictyota* aus der eigenthümlichen Gruppe großer Tropfen, sondern aus einer einzigen, bei schwacher Vergrößerung scharf begrenzten Kugel (Fig. 6), die sich jedoch bei stärkerer Vergrößerung als aus zahlreichen sehr kleinen Tröpfchen zusammengesetzt zeigt (Fig. 8). Das regelmäßige Bild dieser kugelförmigen Fettansammlung wird sofort gestört, wenn durch Bildung eines Sprosses oder von Fortpflanzungsorganen ein Stoffverbrauch an den Orten der Organbildung eintritt. Dann beginnt, in ähnlicher Weise, wie dies bei *Dictyota* geschildert wurde, das Fett aus den Speicherzellen auszuwandern. Die Kugel löst sich in ihre Theile auf, und die Tropfen fangen ihre centrifugale Wanderung an (Fig. 9 *a* und *b*).

Wir finden sowohl in den ganzen anatomischen Verhältnissen, wie in dem Verhalten der Assimilationsproducte eine auffallende Übereinstimmung mit *Dictyota*, und dieselbe Ähnlichkeit findet man bei *Padina pavonia* wieder. Es lassen sich die Verhältnisse auch bei dieser Alge so leicht auf *Dictyota* beziehen, dass es mir nicht nöthig erscheint, meine Beobachtungen ausführlich mitzutheilen. Form, Reactionen und Verhalten des Zellinhalts stimmen mit den beiden anderen Dictyoteen im Wesentlichen überein.

3. *Halyseris polypodioides* Ag.

Bei *Halyseris* ist der anatomische Bau ein vollkommenerer, so dass man hier auch noch ein leitendes Gewebe unterscheiden kann. *Halyseris* besitzt, wenn nicht Dorsiventralität, so doch offenbar einen bilateralen Bau. Eine Mittelrippe durchläuft die Sprosse.

Das Assimilationsgewebe bedeckt die Oberfläche. Es besteht aus prismatischen Zellen mit ungleichen Kantenwinkeln, wodurch das Gewebe etwas Unregelmäßiges im Aussehen erhält. Die Assimilationsschicht ist reich an scheibenförmigen Chromatophoren. Das unter der Assimilationsschicht liegende vielschichtige Speichergewebe ist farblos und enthält nur wenige Chromatophoren. Es wird von einem Leitstrang aus langgestreckten Zellen durchzogen. Wie bei den übrigen Dictyoteen, so beobachtet man an den Chromatophoren der Oberflächenschicht kleine Tropfen, die von den Chromatophoren ausgeschieden werden. Das Speichergewebe zeigt ein ganz ähnliches Bild, wie es oben bei den anderen Formen beschrieben wurde. In allen Zellen des farblosen Gewebes ist ein Protoplasmaklumpen central an Fäden aufgehängt, in welchen lichtbrechende Tropfen sich anhäufen. Dieselben sind leicht löslich in Äther, schwärzen sich intensiv mit 1%iger Osmiumsäure und können nur Fett sein.

Das leitende Gewebe enthält körnige Massen, welche unlöslich in Äther sind und sich mit Jod braun färben (Eiweißstoffe?). Mit Fehling'scher Lösung tritt nur in den Leitzellen eine Reduction ein. Es entsteht aber zugleich in den Zellen des Leitgewebes und in den großen Parenchymzellen ein sehr reichlicher Niederschlag farbloser Octaëder. Auch durch Alkohol werden in dem Leitgewebe und in den Parenchymzellen zahllose Nadeln ausgeschieden. Ich habe diese Substanzen noch nicht näher untersucht. *Halyseris* zeichnet sich offenbar vor den übrigen Dictyoteen durch einen complicirteren Stoffwechsel aus, was schon daraus hervorgeht, dass diese Pflanze einen charakteristischen Geruch besitzt, also flüchtige aromatische Stoffe erzeugt.

Aus der Abtheilung der Phaeozoosporeen untersuchte ich *Asperococcus* und *Hydroclathrus*. Die Chromatophoren von *Asperococcus* sind groß, scheibenförmig, von unregelmäßigem Umriss; sie liegen bis zu sechs der Außenwand der Zellen an (Fig. 10*d*). An der Peripherie der Chromatophoren werden sehr kleine Tropfen ausgeschieden, die sich mit Osmiumsäure schwärzen und in Äther leicht löslich sind. Bei *Asperococcus* fällt besonders auf, dass die Paraphysen klumpige Massen

enthalten, welche sich mit Osmiumsäure sehr schnell schwarz färben, worauf schon Berthold aufmerksam gemacht hat (Fig. 10 *c*).

Die Paraphysen sind später mehrzellig; in der obersten Zelle steckt gewöhnlich in Form eines cylindrischen Pfropfens eine Inhaltsmasse, die allen ihren Reactionen nach nur als Fett angesehen werden kann (*a*). Man sieht schon bei stärkerer Vergrößerung, dass die Masse Chromatophoren einschließt, und nach Weglösen des farblosen Fettes mit Äther bleibt eine Gruppe von Chromatophoren übrig, die sich durch die Behandlung mit Äther kugelförmig abrunden (*b*). Die Anzahl der Chromatophoren, welche meist in der oberen Paraphysenzelle angesammelt sind, ist relativ groß, so dass offenbar die Fettmengen in den Paraphysen selbst erzeugt werden. Es ist dies ja auch nichts Auffallendes, da die Paraphysen doch nur anders gestaltete Zellen des Assimilationsgewebes sind.

Bei den großen Chromatophoren von *Hydroclathrus* sieht man ganz besonders gut die Tropfen an der Innenseite der Chromatophoren. Das Assimilationsgewebe, aus kleinen Zellen bestehend, bedeckt eine mehrfache Schicht großer chromatophorenfreier Zellen.

Von den Cystoseiren habe ich *C. discors* und *C. amentacea* nur nebenher untersucht. Es liegen auch hier Tropfen an und außerhalb der Chromatophoren in den Zellen. Mit Osmiumsäure tritt eine schnelle Schwärzung der Tropfen ein.

Die Befunde, welche bis jetzt mitgetheilt wurden, scheinen mir mit Sicherheit den Beweis zu liefern, dass die Phaeophyceen bei der Assimilation keine Stärke, sondern Fett produciren. Die mikrochemischen Reactionen lassen meiner Ansicht nach keinen Zweifel übrig, dass die Tropfen, welche von den Chromatophoren abgeschieden werden, aus Fett bestehen. Es liegt kein Grund vor anzunehmen, dass die Fetttropfen erst ein secundäres Product seien und durch Umwandlung eines ursprünglich entstehenden Kohlehydrates entstünden. Diese Annahme wäre wenigstens willkürlich: denn es kann ohne Weiteres nicht angenommen werden, dass im ganzen Pflanzenreich das Assimilationsproduct ein Kohlehydrat sein müsse. Zur Lösung dieser Frage würden vor Allem gasanalytische Untersuchungen beitragen, welche ich aber leider nicht ausführen konnte, da es mir damals noch in Neapel an den dazu nöthigen Hilfsmitteln fehlte. Aus den Volumenverhältnissen der durch die Phaeophyceen aufgenommenen Kohlensäure und des ausgeschiedenen Sauerstoffs müsste sich eine Bestätigung ergeben, dass Fette bei der Assimilation gebildet werden.

Von allgemein physiologischen Gesichtspunkten ist gegen den hier aus den Beobachtungen gezogenen Schluss, dass die Fettmassen durch Assimilation enstanden sind und Nährstoffe darstellen, nichts einzuwenden. Dagegen steht diese Annahme in einem lebhaften Widerspruch zu einer Theorie, welche vor längeren Jahren von Berthold aufgestellt wurde und den hier ausführlicher geschilderten Vorkommnissen eine ganz andere Deutung giebt.

Die meisten der hier behandelten Stoffansammlungen in den genannten Algen sind schon früher gelegentlich von anderen Forschern gesehen worden, und auch Berthold hat sie, wiewohl nicht sehr genau, untersucht. Er sieht aber diese Ausscheidungen von Tropfen und Körnern als »Dämpfungs- oder Zerstreuungsapparate« gegen zu starkes Licht an.

In seiner Arbeit »Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Meeresalgen« (Pringsh. Jahrb. 13. Bd.) erörtert er seine Ansicht folgendermaßen (l. c. pag. 700): »So sind, wenn wir von den oben erwähnten Formen absehen, bei zahlreichen braunen Algen gewisse Inhaltsstoffe constant der freien Außenseite der Oberflächenzellen aufgelagert und bringen hier eine zwar wenig energische, aber immerhin recht bemerkbare Reflexion und Dispersion des Lichtes hervor. Als Beispiele mögen hier nur *Dictyota, Taonia, Halyseris, Asperococcus, Giraudia* erwähnt sein. An den natürlichen Standorten dieser Pflanzen findet man die freie Außenseite der Zellen selten mit Farbstoffplatten belegt, sie sind vielmehr von einer Gruppe von kugeligen hellen Körpern bedeckt, welche nach ihrem Verhalten ebenfalls zu den Proteinstoffen zu zählen und nicht Fetttropfen sind, wie man bisher gewöhnlich annahm.«

Wenn Berthold Proteinstoffe in den Tropfen erblickt, so konnte dies nur auf Grund ungenauer Untersuchung geschehen; denn die Löslichkeit der Tropfen in Äther, ihre Färbung mit Alkanna, ihre Schwärzung durch Osmiumsäure spricht gegen die Eiweiß- und für ihre Fettnatur. Meiner Ansicht nach muss das constante Auffinden derartiger auffallender Inhaltsstoffe in solcher Menge, bei der fast völligen Unkenntnis der Assimilationsproducte der Meeresalgen viel eher für einen Zusammenhang mit den Ernährungsvorgängen sprechen, als für die Bedeutung von Lichtzerstreuungsapparaten, wenn auch die Tropfen nebenher lichtbrechend sind. Berthold's Deutungen über die Schutzmaßregeln gegen Licht scheinen mir aus einer a priori angenommenen Meinung von der Schädlichkeit des Lichts für die Meeresalgen hervorzugehen. Man vermisst aber in seiner Arbeit

genügende experimentelle Belege für die Abneigung der Meeresalgen gegen Licht. Seine Ansicht steht im Widerspruch mit der Thatsache, dass das Wasser durch Reflexion und Absorption so viel Licht vom einfallenden Tageslicht fortnimmt, dass man kaum begreift, wie manche Arten mit einer solchen geringen Lichtmenge noch zur Erzeugung ihrer organischen Substanz auskommen. Dass unter solchen ungünstigen Beleuchtungsbedingungen lebende Pflanzen, wie viele Florideen, noch Schutzmaßregeln gegen das Licht nöthig haben sollten, erscheint a priori als unwahrscheinlich. Unwahrscheinlich ist es ferner, dass die Pflanzen, wenn sie eines solchen Schutzes bedürften, anstatt Schutzorgane zu bilden, etwa Haare oder dgl., chemische Verbindungen in ihren Zellen erzeugen, welche etwas Licht reflectiren. Die Theorie von Schutzstoffen scheint mir immer eine gewisse Gefahr des Irrthums in sich zu bergen.

Außerdem stimmen die Formationen auch gar nicht zu Berthold's Theorie. Zunächst liegen die Tropfen gar nicht direct an der Außenwand der Zellen, sondern sind entgegen Berthold's Angaben fast ausnahmslos von dichten Gruppen der Chromatophoren bedeckt, so dass ein Lichtschutz nur in einzelnen Fällen zu Stande kommen kann. Auch finde ich nicht, dass die von Berthold oben angeführten Algen außerhalb des Wassers eine größere Dispersion des auffallenden Tageslichtes hervorbringen, als das von ihrer nassen reflectirenden Oberfläche zu erwarten ist. Ich habe nur einmal eine kleine *Dictyota*-Form gefunden, welche schön grün irisirte. Der grüne Glanz wurde von den Fetttropfen hervorgerufen. Die Beobachtungen, auf welche Berthold seine Theorie aufbaut, scheinen mir im Allgemeinen zu summarisch zu sein, als dass man denselben dies Gewicht beilegen könnte. Indem er *Dictyota*, *Taonia* etc. als Beispiele für die lichtzerstreuenden Kugeln aufführt, sagt er: »bei *Asperococcus*, wo sie genauer studirt wurden« etc. Es ist aber ganz unmöglich, *Asperococcus* als Beispiel, als Typus anzuführen und anstatt einer genauen Untersuchung der übrigen zu substituiren. Bei *Asperococcus* sind die Tropfen so klein, dass sie gegen die großen Chromatophoren ganz verschwinden und gegen die relativ großen Tropfen bei *Dictyota* außerordentlich winzig sind, so dass, wer beide Fälle gesehen hat, kaum auf den Gedanken kommt, den kleinen Tröpfchen von *Asperococcus* eine gleiche Rolle für die Lichtdispersion zuzuschreiben, wie den Kugeln von *Dictyota*.

Ferner passt weder bei *Dictyota* noch bei *Taonia*, *Pavonia* u. a. die Lage der Tropfen zu Berthold's Theorie. Es erscheint doch

sonderbar, dass Schutzapparate nicht an der Oberfläche liegen, sondern dass das schädliche Licht erst bis in die innersten Gewebe eindringen muss, um von den Zerstreuungsapparaten zurückgeworfen zu werden.

Allerdings will Berthold in manchen Fällen die kugelförmigen Inhaltskörper der Zellen in einem anderen Sinne gedeutet wissen, indem er der Ansicht ist, die Kugeln dienten dazu, die Lichtstrahlen im Pflanzengewebe zu verbreiten. Er sagt (pag. 707 l. c.): »In Bezug auf die Function der beschriebenen Bildungen bleibt jedoch immer noch zu berücksichtigen, dass es in vielen Fällen auch darauf abgesehen sein könnte, nicht allein die Intensität des Lichtes herabzusetzen, sondern auch die im Wesentlichen senkrecht zur Oberfläche eindringenden Strahlen innerhalb der Pflanze nach verschiedenen Richtungen abzulenken und so eine möglichst allseitige Durchleuchtung derselben hervorzubringen.«

Mit der Ansicht, dass einmal die Formationen in den Zellen als Reflectoren, ein anderes Mal die analogen Gebilde als Durchleuchtungsapparate dienen sollen, kann man sich doch nur zufrieden geben, wenn jede Ansicht zu dem Standorte der betreffenden Pflanze passt. Es passt nun aber durchaus nicht, dass gerade bei *Dictyota*, welche Berthold anführt, die Kugeln nicht als Reflectoren, sondern zur Durchleuchtung dienen sollen, bei einer Pflanze, welche, da sie nicht tief wächst, eine solche Hilfe der Lichtzufuhr am wenigsten nöthig hätte.

Berthold glaubt seine Ansicht besonders durch die Constanz der beschriebenen Gebilde stützen zu können, indem er bemerkt: »Bemerkenswerth für alle diese Bildungen, deren Zahl bei näherer Berücksichtigung sich wohl noch vermehren dürfte, ist, dass sie auffallend constant vorkommen und schon sehr frühzeitig in den noch jugendlichen Zellen in der Nähe des Scheitels angelegt werden, ein Umstand, der für eine wesentliche Function derselben im Leben der betreffenden Zelle spricht.«

Dem letzten Satze kann ich mich nur anschließen, aber wenn Berthold die wesentliche Bedeutung in der Lichtzerstreuung erblickt, so rührt diese Ansicht daher, dass er nur die Morphologie der Sache berücksichtigt und in dieser einseitigen Betrachtung auf das Stoffliche der beobachteten Formbestandtheile kein Gewicht legt. Auch Stärkekörner, Fetttropfen, Krystalle in den Zellen der höheren Pflanzen reflectiren das Licht; man könnte dann diese Stoffe auch im Berthold'schen Sinne deuten.

4. Florideen.

Nach den in der Litteraturübersicht angegebenen früheren Beobachtungen könnte man zu der Ansicht kommen, dass bei den Florideen Stärke oder eine stärkeähnliche Substanz als Assimilationsproduct aufträte, und dass überhaupt die Stoffbildung bei ihnen durchaus übereinstimmte. Vorprüfungen mit Jod, welche ich mit den verschiedensten Florideen zu verschiedenen Zeiten anstellte, ergaben in Bezug auf den Stärkenachweis ein negatives Resultat. Nur bei einer kleinen Anzahl der neapolitanischen Florideen wurden Anhäufungen von Körnern in den Zellen beobachtet, welche überhaupt eine äußere Ähnlichkeit mit Stärkekörnern hatten. Die Mehrzahl der untersuchten Arten zeigte dagegen ganz anders geformte Inhaltsstoffe, die aber auch unter einander wieder so mannigfache Unterschiede aufweisen, dass man den Eindruck erhält, bei den Florideen seien die Stoffbildungsvorgänge besonders complicirt und wechselvoll. So wie diese Pflanzen morphologisch so überaus merkwürdig sind, bieten offenbar auch die Lebensvorgänge, speciell die Ernährungsvorgänge hier viel Räthselhaftes.

Chondriopsis coerulescens Crouan.

Durch ihre prächtig schillernden Farben hat diese zierliche Alge schon lange die Aufmerksamkeit auf sich gezogen. Im durchfallenden Lichte besitzt *Chondriopsis* ein trübes Roth, wie viele andere Florideen, im auffallenden Lichte bietet sie ein bunt schillerndes Aussehen, welches an die Farbenwirkung der Perlmutter erinnert. Die Hauptsprosse erscheinen violett, blau und grün. Durch den Wechsel dieser Farben auf kurze Strecken sieht der Stengel gegliedert aus. Die jüngeren Sprosse schimmern mehr röthlich an ihren Enden mit dem für *Scinaja* charakteristischen grauröthlichen Schimmer.

Kny, welcher *Chondriopsis coerulescens* in Palermo untersuchte, hat die morphologischen und anatomischen Verhältnisse ausführlich behandelt[1].

Ich möchte nur hinzufügen, dass die sogenannte Rindenschicht, die äußerste Zelllage, vorwiegend mit Chromatophoren ausgerüstet ist und desshalb auch hier wohl passend als Chromatophoren- oder

---

[1] Über die Morphologie von *Chondriopsis coerulescens* und die dieser Alge eigenen optischen Erscheinungen. in: Monatsber. Akad. Berlin 1870.

Assimilationsgewebe zu bezeichnen wäre. Die großen Zellen der Innenschicht enthalten ebenfalls ziemlich reichlich Chromatophoren (Fig. 11 *c*), welche aber theilweise nur wenig Farbstoff haben und farblos oder nur blassroth aussehen. Die Zellen des Assimilationsgewebes enthalten dagegen rothe Chromatophoren. Kny giebt sie auf seiner Tafel in violetter Farbe wieder, was wohl nur durch einen Irrthum des Technikers zu erklären ist.

Außer den Chromatophoren enthalten die Zellen des Assimilationsgewebes Massen von gelblicher Farbe, die durch Bedeckung mit den Chromatophoren röthlich erscheinen (*a*, *b*, *c*). Kny hat diese Massen als die Ursache des Irisirens erkannt, und ich kann, wie Berthold, diese Angabe bestätigen. Sowohl auf Längs- als auf Flächenschnitten glänzen diese Substanzen mit blauem und grünem Licht. Man beobachtet dies am besten nach Verschluss der Objecttischöffnung mit einem Kork. Die Zellwände bleiben dann dunkel, und auch der Zellinhalt leuchtet nur, so weit er aus den erwähnten Massen besteht. Ich sah diese Inhaltsmassen meistens den Raum, den die Chromotophoren noch übrig lassen, ausfüllen, jedoch nicht zu so regelmäßigen Tropfen abgerundet, wie Kny dies abbildet. Die Tropfenbildung scheint mir einzutreten, wenn ein mechanischer Druck auf die Zellen ausgeübt wird. Dies ist natürlich nebensächlich. Von Interesse bleibt es vor Allem, dass, wie Kny entdeckte, diese eigenthümlichen Inhaltsmassen das Licht in der genannten Weise reflectiren.

Kny hat sich mit der Farbenerscheinung, so weit dieselbe rein optisch ist, beschäftigt; ich verweise auf seine Arbeit. Eine biologische Bedeutung wurde von Kny den Massen nicht beigelegt. Berthold hat sie zu Gunsten seiner Lichtschutztheorie benutzt. Ich kann auch für die Florideen derselben nicht beistimmen. Einerseits ist die durch die Inhaltsballen zerstreute Lichtmenge ganz minimal im Vergleich zu der Lichtmenge, welche die nicht tief wachsende Alge trifft. Andererseits ist es mir unwahrscheinlich, dass die Meeresalgen chemische Substanzen als Lichtschutz produciren und nicht morphologische Schutzmaßregeln ausbilden sollten, wie das bei den Pflanzen im Allgemeinen der Fall ist. Ich bin durchaus geneigt, die Substanzen wegen ihrer großen Menge und wegen des Ortes ihres Vorkommens für Nährstoffe zu halten, die in den Chromatophorenzellen producirt werden. Denn es gelang mir auch bei *Chondriopsis* nicht, Stärke oder die sogenannte Florideenstärke nachzuweisen. Bei dem gänzlichen Mangel anderer mikroskopisch nachweisbarer Assimilations-

producte hat meine Annahme, wie mir scheint, große Wahrscheinlichkeit. Das Lichtbrechungsvermögen ist eine Eigenschaft der Substanz, der ich eine biologische Bedeutung, wie sie Berthold annimmt, eben so wenig zuschreiben möchte, wie lichtbrechenden Zellinhalten anderer Pflanzen, z. B. Krystallen etc.

Was die Massen selbst betrifft, so sind sie schwach gelb und fein punktirt. Zwei, drei größere oder mehrere kleinere der unregelmäßig geformten, im Ganzen aber der Kugelform sich nähernden Ballen liegen in jeder Zelle. Ist ein größerer Ballen vorhanden, so liegt er gewöhnlich an dem einen Ende der langgestreckten Zellen der Oberfläche, sonst findet eine gleichmäßigere Raumausfüllung statt. Bei schwacher Vergrößerung erscheinen die hellgelben Ballen durch die Bedeckung mit den Chromatophoren röthlich. Die größeren Ballen sind offenbar nur Ansammlungen von kleineren Tropfen, welche von den Chromatophoren ausgeschieden werden. Man sieht an diesen in verschiedener Größe an ihrer der Innenseite der Zellen zugewendeten Fläche kleine, wegen ihrer Kleinheit farblos erscheinende Ballen derselben Substanz haften (Fig. 11 *d*). In den großen Zellen des inneren Gewebes (Fig. 11 *e*) bildet das Protoplasma des Wandbelegs ein zierliches Netz, in welches die Chromatophoren in Perlschnüren eingelagert sind und in dieser zierlichen Weise die Zellwände bedecken. Auch an diesen Chromatophoren beobachtet man die Abscheidung der kleinen Kugeln.

Kny hat einige Reactionen auf die Substanz mit Ätzkali und Säuren angestellt, welche aber nicht viel lehren können, da die Substanz sich in beiden Reagentien löste.

Ich habe folgende Eigenschaften festgestellt. In destillirtem Wasser quellen die Massen auf und ändern dadurch ihre Form. Sie lösen sich in 90%igem Alkohol. Sie können also nicht, wie Berthold (pag. 694 l. c.) angiebt, aus Eiweißstoffen bestehen. Osmiumsäure färbt die Massen dunkel, aber nicht mit dem intensiven Schwarz, womit Fette sich färben. Mit Jod nehmen die Ballen eine tiefbraune Farbe an.

Chondria tenuissima Ag.

Die einer Epidermis höherer Pflanzen ganz ähnliche Assimilationsschicht besteht aus gleichartigen Zellen mit kleinen wandständigen Chromatophoren. In allen Zellen liegt ein formloser, aus feinen Körnern oder Tropfen bestehender Ballen, welcher durch Lichtabsorption fast schwarz aussieht. Die Substanz ist in 90%igem Alkohol löslich. Osmiumsäure schwärzt sie.

Laurencia obtusa Lamour.

Auffallende Inhaltskörper zeigen die Zellen von *Laurencia*. Die oberflächliche Zellschicht besteht aus kleineren Zellen mit dickeren Wänden. Kleine Chromatophoren liegen den Wänden an. Der Zellsaft ist zuweilen noch durch einen gelben Farbstoff gefärbt, der beim Absterben der Algen leicht in das Wasser diffundirt. In den Zellen der Oberfläche liegen Gruppen kleiner Tropfen (Fig. 14 *a*, *b*). Die übrigen Zellen enthalten einen relativ großen, stark lichtbrechenden Körper von merkwürdiger Gestalt. Am besten lässt er sich mit einer Kirsche vergleichen (Fig. 14 *c*, *d*), da sich bei kugeliger Gestalt an der einen Seite eine Vertiefung befindet. Sehr auffallend ist seine einseitige Lage in der Zelle. Immer liegen die Körperchen der einen Zellwand näher. Sie liegen etwas schief, so dass es nicht gelingt, an einer Art von Schnitten über ihre Form ins Klare zu kommen. Durch Vergleich von Quer- und Flächenschnitten aber lässt sich dieselbe feststellen. Der eigenthümliche Eindruck schien mir mit einem Stiel in Verbindung zu stehen, und mit Seibert Immers. 9 ließ sich auch feststellen, dass ein stielförmiger Protoplasmafaden die Kugel an den Wandbeleg anheftet. Zu gleicher Zeit beobachtet man aber dann, dass auch von der Oberfläche nach allen Richtungen zarte Protoplasmafäden ausstrahlen, welche nach anderen Wandstellen der Zelle verlaufen, so dass die Kugel in ihrer Lage verharrt (*e*). Das ganze Gebilde ist aufzufassen als ein Protoplasmasack, als eine an den zarten Fäden aufgehängte Vacuole, in welcher eine Substanz anderer Art aufgespeichert ist. Dieser Bau geht aus den Färbungsresultaten mit Methylviolett hervor. Es färben sich die Körper leicht mit diesem Farbstoff; beim Zerdrücken aber tritt immer ein farbloser Inhalt aus der allein gefärbten Haut hervor. Die Substanz in dem Sack ist in 50—90%igem Alkohol löslich. In Äther zerfließen die Tropfen nur, ohne sich völlig zu lösen, und nehmen dabei den vom Äther gelösten Chlorophyllfarbstoff auf, so dass sie dann schwach grün gefärbt erscheinen. Eine wirkliche Lösung in Äther findet nicht statt, auch nach tagelangem Liegen ganzer Sprosse in Äther waren die Tropfen nicht ganz gelöst, sondern nur zum kleinen Theil, vielleicht nur durch etwas Alkoholgehalt des Äthers. Man sah aber an solchen Präparaten die umhüllende Blase deutlich. Von den Befestigungsfäden war aber dann nichts mehr zu sehen, vielmehr das Netz zusammengefallen, so dass der Körper an der Wand anlag (Fig. 14*f*).

Man kann leicht durch Beobachtung der Haare von *Laurencia* darüber Rechenschaft geben, wie diese sonderbar in der Zelle befestigte

Blase zu Stande kommen muss. Der Inhalt wird schon in jungen Haarzellen (*g*) in einer Vacuole im Protoplasma abgeschieden. Indem die Zellen wachsen und das Protoplasmanetz zu immer feineren Fäden ausgezogen wird, erscheint die Blase endlich in ihrer charakteristischen Aufhängung in den Zellen. Ich zweifle nicht daran, dass die Einwanderung der Substanz in die Vacuole durch die Protoplasmafäden vor sich geht. Die Kugeln, d. h. der Inhalt der Vacuole färben sich mit Osmiumsäure schwach braun, mit Jod braun.

Bei einer Anzahl anderer Florideen lassen sich ebenfalls lichtbrechende Kugeln beobachten, welche bei manchen morphologischen Unterschieden in den Reactionen doch auffallend übereinstimmen, z. B. bei *Sphaerococcus coronopifolius*, bei *Plocamium coccineum*, bei *Fauchea repens* u. A. Die leichte Löslichkeit in 90%igem Alkohol, die Unlöslichkeit oder Schwerlöslichkeit in Äther, Unveränderlichkeit durch FEHLING'sche Lösung, Bräunung mit Osmiumsäure, welche mit der intensiven Schwärzung der Fette nicht verglichen werden kann, und die dunkle Braunfärbung mit Jod haben sie gemein.

Aus den bisher mitgetheilten Resultaten ergiebt sich, dass bei den meisten Florideen geformte Substanzen vorkommen, welche man aber auch kaum der Form nach mit Stärkekörnern vergleichen kann. Die früheren Angaben von ROSANOFF lassen aber keinen Zweifel darüber, dass in manchen Fällen körnige Inhaltsstoffe bei Florideen beobachtet werden, die Stärkekörnern äußerlich gleichen. Nachdem ich Anfangs vergeblich nach solchen Fällen in dem mir zugänglichen Material gesucht hatte, gelang es mir doch noch, einige derartige Vorkommnisse zu beobachten.

Gracilaria dura J. Ag.

Die Sprosse dieser kleinen Species, welche sich durch ihre knorpelige Consistenz vor den übrigen Gracilarien des Golfs von Neapel äußerlich auszeichnet, zeigen den anatomischen Bau der anderen Gracilarien. Ein großzelliges Grundgewebe wird von einer Oberflächenschicht, die aus kleinen Zellen besteht, bedeckt. Das peripherische Gewebe ist mit Chromatophoren ausgerüstet, das innere farblos. Die Zellen nehmen von außen nach innen an Größe zu. Eine auffallende Reaction gegenüber anderen Florideen zeigen die Membranen der *Gracilaria*, und zwar in einer solchen Übereinstimmung, dass diese Reaction vielleicht als diagnostisches Merkmal dienen könnte. Ich fand sie außerdem bei *Gr. disticha*, *Wrightii*

und den unten genannten Arten. Mit Jod und Jodkalium färbt sich die Mittelschicht der Membran nämlich (Intercellularsubstanz) schön carminroth, mit Jod in Seewasser violett. Jod und Schwefelsäure färben dagegen die ganze Membran violett (Fig. 13).

Bei *Gracilaria confervoides*, *compressa* und *armata* ließ sich kein stärkeähnlicher Inhalt nachweisen. Der Inhalt der großen Zellen erschien farblos und durch zahllose Mikrosomen trübe. Die Reaction der letzteren auf Jod ist schwierig zu beobachten, wegen der gleichzeitigen Rothfärbung der Membranen: es ließ sich aber doch endlich erkennen, dass die Körnchen des Inhalts sich nicht blau, sondern nur schwach gelb färbten. Hier kann also von stärkeähnlichen Substanzen nicht die Rede sein.

Ganz andere Verhältnisse ergaben sich bei *Gracilaria dura*. Alle Zellen des cylindrischen Stengels sind dicht erfüllt von Körnern, die kleinen Stärkekörnern sehr ähnlich sehen (Fig. 12): bei schwachen und mittleren Vergrößerungen scheinen sie Kugelform zu besitzen. Immers. 9 von SEIBERT aber ergab, dass dies nicht der Fall ist, dass die Körner vielmehr abgerundet kegelförmig sind, bald mit kürzerer, bald mit längerer Längsachse. An der Basis besitzen sie eine flache Vertiefung. Mit Jod-Jodkalium färben sie sich dunkelbraun. Die dunkle Jodfärbung der dicht auf einander liegenden Körner macht sie so undurchsichtig, dass bei schwachen Vergrößerungen der Anschein entsteht, als wäre die ganze Masse schwarzblau gefärbt. Schon bei mittleren Vergrößerungen ergiebt sich aber die reine Braunfärbung. Nach Form und Reaction sind sie also bei genauerer Untersuchung doch von gewöhnlichen Stärkekörnern so verschieden, dass ich einstweilen es für unzweckmäßig halte, diese Substanz als Florideenstärke zu bezeichnen, wenn sie auch etwas mehr Ähnlichkeit mit echter Stärke hat, als die oben bei anderen Florideen beschriebenen Substanzen.

Mit verdünnter Kalilauge quellen nämlich die Körner von *Gracilaria dura* ähnlich wie Stärkekörner zum Vielfachen ihres Volumens auf. Nach der Quellung färben sie sich nicht mehr braun, sondern weinroth. Beim Erhitzen mit Wasser quellen sie ebenfalls auf und färben sich nachträglich mit Jod-Jodkalium schön rothviolett.

Bei *Phyllophora nervosa* fand ich ganz ähnliche Körner in eben so reichlicher Ansammlung in den Zellen. Auffallend war trotz der Verschiedenheit der Gattungen die Übereinstimmung der Form der Körner. Auch bei *Phyllophora* waren sie abgerundet conisch, mit dem eigenthümlichen Eindruck an der Basalfläche versehen. Die ganz

jungen Sprosse waren frei von Körnern, offenbar wurde die Substanz beim Wachsthum der jungen Sprosse verbraucht.

Es sind dies meine einzigen Funde von Inhaltsstoffen, die einen Vergleich mit Stärkekörnern zulassen würden.

Halymenia monardiana J. Ag.

In den jungen Sprossen zeigt sich beim Behandeln mit Jodlösung eine sehr auffallende Erscheinung. Die eigenthümlich geformten, kugeligen, mit fadenförmigen Verlängerungen versehenen Zellen des mittleren Gewebes erscheinen farblos. Behandelt man Schnitte mit Jod-Jodkalium oder Jod in Seewasser, so krystallisirt nach wenigen Secunden eine Substanz in Nadeln von dunkelbrauner Farbe aus, welche die Zellen fast erfüllt (Fig. 15*a* und *b*).

Wenn wir die an verschiedenen Gattungen gemachten Beobachtungen noch einmal überblicken, so zeigt sich, dass man bei den Florideen die Übereinstimmung in den Stoffbildungsvorgängen ganz vermisst, welche noch bei den Phaeophyceen nicht zu verkennen ist. Auch in dieser Hinsicht also nehmen die Florideen eine höchst auffallende Sonderstellung ein. Was die Deutung der Beobachtungen betrifft, so scheint mir nur darin eine Übereinstimmung zu herrschen, dass die Chromatophoren ihre Assimilationsproducte nicht in ihrem Inneren abscheiden, sondern an ihrer Peripherie (bei den flächenförmigen Chromatophoren gewöhnlich an der ganzen dem Zellinneren zugekehrten Fläche) gleichsam secerniren. Bei den Phaeophyceen ist es mir sehr wahrscheinlich, dass die im Speichergewebe abgelagerten Fette auch in den Chromatophoren gebildet werden. Ob bei den Florideen die in den Zellen abgelagerten Massen mit den Tropfen oder Körnern, welche ich bei den Chromatophoren beobachtete, chemisch übereinstimmen, wage ich noch nicht zu entscheiden. Es ist aber wahrscheinlich.

Auffallend ist, dass die in den Zellen abgelagerten Reservestoffe bei den Florideen nach zwei Richtungen verschieden erscheinen und sich kennzeichnen einmal als in Lösungsmitteln lösliche Stoffe, einmal als quellbare Substanzen. Nur die letzteren dürften wohl einige Beziehung zur Stärke erkennen lassen, während mir die mit Jod sich braun färbenden anderen Substanzen nach ihren Reactionen dem Glycogen noch am nächsten zu stehen scheinen, freilich in ihrer Löslichkeit in Alkohol von dem gewöhnlichen Glycogen abweichen.

Ich habe nur ganz vorläufig eine Darstellungsmethode zur Isolirung der Stoffe zu finden gesucht, und ohne sie selbst in größerem Maße anwenden zu können, will ich sie zur Erleichterung weiterer Untersuchungen angeben. In kleineren Mengen isolirte ich auf diese Weise die Substanz von *Chondriopsis coerulescens*.

Die Pflanzen werden mit 90%igem Alkohol extrahirt, der Alkohol wird verdampft und das Extract durch mehrfaches Wiederaufnehmen mit Alkohol vom Kochsalz befreit. (Pigment, Chlorophyllfarbstoff würde man mit einem geeigneten Lösungsmittel, alkoholfreiem Äther, Petroläther etc. entfernen können.) Man erhält schließlich eine gelbliche alkoholische Lösung, welche nach dem Verdampfen gelbliche Tropfen zurücklässt, die mit Jod-Jodkalium eine dunkelbraune Farbe annehmen. Mit Kalilauge wird die Substanz schaumig, ohne sich zu lösen, in Salzsäure ist sie unlöslich. Aus den Tropfen krystallisirt, wie sich unter dem Polarisationsmikroskop beobachten lässt, die Substanz in Nadeln aus. Die Krystalle färben sich mit Jod-Jodkalium braun.

Die genauere Feststellung der Natur der Substanzen kann nur nach exacten chemischen Methoden erfolgen, aber so viel scheint mir aus meinen Beobachtungen hervorzugehen, dass die Annahme eines allgemeinen Vorkommens von Stärke oder Florideenstärke bei dieser Pflanzenabtheilung nicht haltbar ist. Es entsprechen die Befunde der oben erörterten Voraussetzung, dass die Stoffwechselprocesse bei den Florideen doch wesentlich anders sein dürften, als bei den höheren Pflanzen.

Auch für die Florideen kann ich der eigenthümlichen teleologischen Auffassung Berthold's, welcher alle Inhaltsstoffe zur Begründung seiner Hypothese benutzt, nicht beitreten, sondern bin davon überzeugt, dass diese Substanzen Nährstoffe sind und nicht als Lichtzerstreuungsvorrichtungen anzusehen sind.

Aber auch da, wo Berthold durch andere Structuren seine Ansicht begründet, was mir von vorn herein viel berechtigter erscheinen würde, lassen sich manche Einwände gegen Berthold's Interpretation erheben.

Eine durch ihren Schiller auffallende Floridee ist *Scinaja furcellata*. Die optische Erscheinung, welche man bei der Alge beobachten kann, ist sehr schön, aber schwer zu beschreiben. Im auffallenden Licht haben die Sprosse eine Art Perlmutterglanz. Die rothen Sprosse erscheinen gelbgrau schimmernd, zuweilen blau. Es sind aber keine reinen Farben, sondern ein Opalglanz. Hält man die Alge gegen das Licht, so verschwindet der Schimmer so gut wie ganz, sie wird

gelbröthlich. Wenn auch in der Sonne die Erscheinung besonders intensiv ist, so ist sie doch auch in ganz diffusem Lichte an der Hinterwand eines Zimmers zu sehen.

Trägt man die Oberhaut mit der darunter liegenden Chromatophorenschicht ab und beobachtet den Schnitt mikroskopisch in hellem auffallendem Lichte, so glänzt die Oberfläche in silberweißem Lichte, ohne Farbenschiller.

Dass es sich dabei aber um einen Lichtschutz handelt, kann ich mich nicht entschließen anzunehmen, da die weitaus geringste Menge des Lichtes reflectirt wird. Die Intensität des Farbenschillers ist doch außerordentlich gering im Vergleich mit dem einfallenden Sonnenlicht. Außerdem ergiebt die mikroskopische Beobachtung, dass gar nicht die ganze Oberhaut reflectirt, sondern nur ein Theil ihrer Zellen.

Es ist nöthig, einen kurzen Blick auf die Anatomie von *Scinaja* zu werfen, welche 1844 von De Notaris und 1876 von Thuret in seinen Notes algologiques pag. 19 behandelt ist, aber noch einiger Ergänzungen bedarf. Der Bau der Alge ist recht interessant (Taf. 12 Fig. 16—22). Die Längsachse wird von mit einander verbundenen dickeren Fäden gebildet, so dass ein längsverlaufendes centrales Fadenbündel entsteht, von dem nach der Peripherie zahlreiche dünne Fäden ausstrahlen. Dies Fadensystem bildet ein Gerüst, welches die Chromatophorenschicht und die Epidermis trägt und sich im Zusammenhange aus den Algensprossen isoliren lässt (Fig. 22). An der Peripherie verzweigen sich die Fäden dichotom in keulenförmige Äste, welche endlich die kugeligen Chromatophorenzellen tragen. Diese Zellen sind jedoch so angeordnet, dass sie gar nicht überall eine zusammenhängende Schicht bilden. Das ganze Sprossgebilde würde gar keinen Halt haben, wenn es nicht von einer aus fest zusammenschließenden Zellen bestehenden Epidermis umgeben wäre.

Die Zwischenräume, welche die Fäden zwischen sich lassen, sind mit einer structurlosen Gallerte ausgefüllt. Wegen ihrer Farblosigkeit kann sie erst durch Färbung sichtbar werden. Methylviolett färbt die Gallerte intensiv violett, während die Fäden selbst nur schwach blau werden. Mit Jod und Schwefelsäure färben sich die Fäden blau, die Gallerte bleibt farblos. Mit Fehling'scher Lösung tritt keine Reaction ein. 90%iger Alkohol schlägt eine im Wasser lösliche farblose Substanz in Form rhombischer Tafeln nieder.

Wegen der Berthold'schen Ansicht interessirt uns hier namentlich die Epidermis. Ihre Zellen sind farblos, sie enthalten einen

trüben Schleim. Bemerkenswerth ist, dass die Epidermiszellen an Größe sehr verschieden sind. Auf dem Querschnitt sieht man weite Epidermiszellen mit schmalen langgestreckten abwechseln. Bei der Ansicht von oben zeigen sich die großen Epidermiszellen in der Regel von einem Kreise kleiner umgeben, wodurch trotz der Ungleichheit der Epidermiszellen eine charakteristische Anordnung zu Stande kommt (Fig. 19). Unter den kleinen Epidermiszellen liegen in der Regel Chromatophorenzellen, während die großen Epidermiszellen gewöhnlich die Zwischenräume zwischen den Farbzellen ausfüllen (Fig. 20). Diese Verschiedenheit fällt zusammen mit einer Verschiedenheit der Epidermiszellen im Irisiren. Nur die kleinen Epidermiszellen, welche eine Unterlage von Chromatophorenzellen besitzen, irisiren. Unter dem Mikroskop im auffallenden Licht sieht daher die Epidermis wie durchbrochene Silberarbeit aus, weil die großen Zellen dunkel bleiben. Es scheint so der Farbenschiller vorwiegend auf einer Spiegelung zu beruhen. Die farblose Epidermis bildet die durchsichtige Schicht, die Chromatophorenzellen bilden den Beleg. Wo dieser fehlt, spiegeln auch die Epidermiszellen nicht. Mit dieser Spiegelung combinirt sich dann die Farbenzerstreuung wie bei dünnen Blättchen.

Die Anschauung Berthold's, dass die Epidermis die Bedeutung einer lichtzerstreuenden Schicht habe, kann ich nicht theilen. Sie entspricht dieser Annahme nur zum Theil in ihrem Verhalten, da gar nicht alle Zellen das Licht zurückwerfen. Um so mehr ist die zurückgeworfene Lichtmenge so minimal, dass die Einrichtung gar keinen Nutzen im Berthold'schen Sinne haben kann. Die Epidermis hat meiner Ansicht nach, wie aus den anatomischen Befunden auch einleuchten dürfte, eine mechanische Bedeutung. Sie hält die übrigen Gewebe zusammen, was ja hier offenbar besonders nothwendig erscheint, da die Chromatophorenzellen bei *Scinaja* gar keine zusammenhängende Gewebeschicht bilden. Ohne Epidermis wäre der Aufbau der Sprosse aus Fäden und ihrer gallertigen Zwischenmasse gar nicht möglich. Dass durch die quellbare Gallerte auf die Epidermis eine Spannung ausgeübt wird, geht daraus hervor, dass sich Querschnitte sehr oft in Schleifen zusammenrollen. Die Epidermis ist zu kurz für den Stengelumfang, und durch den Druck auf die Epidermis erlangt der Stengel erst seine Steifheit. Diese erscheint nicht überflüssig, denn *Scinaja* wächst keineswegs in großen Tiefen und auch an Orten, wo heftige Brandung vorhanden ist (Castello dell' Uovo in Neapel). Der anatomische Aufbau aus dem zarten

Fadengeflecht würde allein keine widerstandsfähigen Stengel erzeugen. Ich sehe keinen Grund ein, diese Deutungen zu Gunsten von Berthold's Ansicht zu unterlassen. Man sollte auch annehmen, dass, wenn die Epidermis zu starkes Licht reflectiren sollte, sich bei der in schwachem Licht cultivirten Alge die Inhaltsstoffe der Epidermiszellen verändern würden und die Lichtreflexion schwächer werden würde. Weder bei *Scinaja* noch bei *Chondriopsis* konnte ich aber nach wochenlanger Cultur bei gedämpftem Licht eine Abnahme der Erscheinung beobachten. Und doch erhielten die aus dem Freien an die Hinterwand eines Zimmers versetzten Pflanzen vielleicht nur $^1/_{10}$ der Lichtmenge wie draußen. Wäre Berthold's Ansicht richtig, so sollte man erwarten, dass bei dieser ganz unzureichenden Beleuchtung die lichtzerstreuenden Massen verschwinden würden. Man sollte ferner annehmen, dass die Florideen, wenn sie ganz besonders für Lichtreflexion organisirt wären, gegen völlige Verdunkelung weniger empfindlich wären. Ich verdunkelte mehrere Pflanzen von *Sphaerococcus coronopifolius*, welche mit ihrem Substrat gesammelt wurden, 24 Stunden lang. Die in normalem Zustande carminrothen Sprosse hatten eine gelbrothe Farbe angenommen, ein Zeichen des Absterbens. Nach 48stündiger Verdunkelung waren in vielen Zellen die Chromatophoren desorganisirt und der Zellinhalt grün gefärbt. Gleichzeitig geerntete und im Licht auf dem Arbeitstisch cultivirte Pflanzen blieben gesund. Man kann sich nach solchen Erfahrungen schwer zu der Annahme entschließen, dass bei den Meeresalgen Alles darauf hinauslaufen sollte, das Licht zu schwächen.

Auch die irisirende Membran von *Valonia* soll nach Berthold denselben Zweck erfüllen. Das Irisiren scheint mir bei *Valonia* auf die Farben dünner Blättchen zurückzuführen zu sein. Schnitte durch die Membran lassen eine Zusammensetzung aus zahlreichen unregelmäßig verlaufenden Schichten erkennen, deren Grenzen als dunkle Linien hervortreten. Die Menge des reflectirten Lichtes scheint mir aber auch hier so gering zu sein, dass sie im Berthold'schen Sinne nicht in Betracht kommen dürfte. Legt man in einen Copirrahmen Positivpapier und beklebt eine Stelle des Glases mit einem Stück mit Seewasser befeuchteter Haut von *Valonia*, so ist die Schwärzung des Silberpapiers auch unter der Haut nicht schwächer. Das Hautstück erscheint dabei dem Auge ziemlich stark blau irisirend, wirft aber trotzdem sehr wenig Strahlen zurück.

5. Farbstoffe der Meeresalgen.

Eben so wie über die Assimilationsproducte noch wenig durch Untersuchungen festgestellt werden konnte, sind wir auch noch über die Natur und Bedeutung der Farbstoffe wenig unterrichtet. Das Vorkommen zahlreicherer Chromatophorenfarbstoffe, als bei den übrigen Pflanzen erhöht hier die Schwierigkeiten, welche sich überhaupt derartigen Untersuchungen entgegenstellen.

Durch Kützing's Versuche (l. c. pag. 22) wurde zuerst sehr wahrscheinlich gemacht, dass die Florideen denselben Chlorophyllfarbstoff enthalten, wie Landpflanzen, und dass die grüne Farbe nur durch einen rothen Florideenfarbstoff dem Auge verdeckt wird. Weiter ist man auch heute noch nicht gekommen, wie sich am besten aus dem Citat von Kützing's Angaben ergiebt. Dieser sagt: »Digerirt man die mit Ammoniakflüssigkeit behandelten Tange mit absolutem Alkohol oder Äther, so färben sich diese grün und hinterlassen nach dem Verdampfen eine Substanz, welche sich ganz wie Chlorophyll verhält. Dieser Umstand brachte mich Anfangs auf den Gedanken, dass die rothe Farbe dieser Tange durch das Ammoniak eine Veränderung in Chlorophyll erleiden möchte. Doch überzeugte ich mich bald, dass diese Annahme ein Irrthum war. Wenn man nämlich diese rothen Tange noch vor der Behandlung (mit Ammoniak) mit Weingeist oder Äther längere Zeit digerirt, so liefern sie ebenfalls eine grüne Tinctur, die nach dem Verdampfen Chlorophyll hinterlässt. Daraus ergiebt sich, dass die rothgefärbten Tange zwei verschiedene Farbstoffe enthalten, nämlich Chlorophyll und ein eigenthümliches Roth, welches ich Phycoerythrin nenne.«

Außer dieser Methode, eine chlorophyllgrüne Lösung aus rothen Florideen zu gewinnen, wird zum Beweise des Chlorophyllgehaltes derselben auch angeführt, dass lebende rothe Florideensprosse beim Eintauchen in siedendes Wasser momentan grün werden. Man deutete diese Erscheinung so, dass der rothe Florideenfarbstoff bei dieser Manipulation aus den Zellen aus- und dadurch die grüne Farbe hervorträte. Ich habe die Erscheinung etwas näher untersucht und gefunden, dass die Sache sich ganz anders verhält. Die mehr oder weniger unrein grüne Farbe, welche Florideen bei dem obigen Verfahren annehmen, beruht nicht auf dem bloßen Hervortreten der Chlorophyllfarbe, sondern auf einer gleichzeitigen Veränderung des rothen Farbstoffes durch die Salze des Wassers beim Tödten der Pflanzen. Der rothe Farbstoff wird in einen blauen umgewandelt, der in

Verbindung mit dem Chlorophyll eine unrein grüne Färbung zu Tage treten lässt. Es ist offenbar die alkalische Reaction der Salze maßgebend, was aus folgendem Versuche hervorgeht. Erhitzt man beliebige Florideenprosse in Wasser, welches ganz schwach mit Essigsäure oder Salzsäure angesäuert wurde, so findet keine Farbenänderung statt, die Sprosse bleiben roth. Aus dem oben erwähnten Versuch kann man also nicht auf den Chlorophyllgehalt schließen, da der rothe Farbstoff selbst durch seine Veränderung mit an der Ursache des Grünwerdens betheiligt ist.

Es schien mir nach dieser Sachlage nöthig, die Frage nach dem Chlorophyllgehalt der Florideen etwas methodischer anzugreifen. Isolirt wurde der Chlorophyllfarbstoff aus den Florideen bis heute noch nicht. In der 1888 erschienenen Arbeit von Schütt[1] über das Phycoerythrin heißt es: »Wir wissen noch nicht sicher, ob das Florideengrün überhaupt ganz identisch ist mit dem Chlorophyllfarbstoff der Phanerogamen, ja es steht noch nicht einmal fest, ob es ein einfacher Farbstoff ist, oder ob er analog dem alkoholischen Extracte der phanerogamen Blätter aus einem Gemisch eines grünen und eines gelben Farbstoffes besteht.«

Die letzte Frage ist nur für *Batrachospermum* von Reinke negativ beantwortet, der durch Ausschütteln des Alkoholchlorophylls von *B.* keine gelbe alkoholische Lösung erhielt (Pringsheim's Jahrb. 10. Bd. pag. 405). Nebelung dagegen gelangte bei *B.* zu einem positiven Resultat (Bot. Zeit. 1878 pag. 397).

Ich habe nach der von mir früher angewendeten Methode aus allen Florideen, die ich untersuchte, eine grüne Farbstoffmasse gewinnen können, welche sich durch meine Trennungsmethode in einen grünen und einen gelben Farbstoff trennen ließ, wie dies beim Chlorophyllfarbstoff der Phanerogamen der Fall ist. Besonders interessant ist, dass auch bei den dem Auge ganz weiß erscheinenden *Liagora*-Arten beide Farbstoffe in derselben Menge vorhanden sind, wie bei rein grünen Meeresalgen. In ihren Eigenschaften stimmen der grüne und gelbe Chlorophyllfarbstoff der Florideen so sehr mit denen aus den Phanerogamen darstellbaren überein, dass meine früher anderswo[2] über diese Farbstoffe gemachten Angaben auch bei den Florideen Geltung haben. Die leichte Krystallisationsfähigkeit des gelben Farbstoffes, seine Blaufärbung durch Schwefelsäure, sein Ausbleichen am Licht kehren hier eben so

[1] Ber. d. D. Bot. Ges. 1888 pag. 38 und 305.

[2] Die Farbstoffe des Chlorophylls. Darmstadt 1889. Die Farbstoffe der Blüthen und Früchte. Würzburg 1884.

wieder, wie die bekannten charakteristischen Eigenschaften des grünen Farbstoffes.

Der gelbe Farbstoff, welcher keine Cholesterinreaction zeigte, wandelt sich offenbar im Lichte in Cholesterin um, da das Bleichproduct bei der Behandlung mit Schwefelsäure und Chloroform sich als Cholesterin zu erkennen giebt.

Nach diesen Thatsachen müssen uns die braunen und rothen Nebenpigmente bei den Meeresalgen noch mehr interessiren als die Chlorophyllfarbstoffe, da über jene noch viel weniger bekannt ist. Über Kützing und Rosanoff ist man nicht hinausgekommen. Schütt hat zwar in neuerer Zeit den Versuch gemacht, unsere Kenntnisse über das sogenannte Phycoerythrin zu fördern, aber ohne bemerkenswerthen Erfolg. Dazu ist Schütt's Darstellungsmethode des rothen Farbstoffes doch auch gar zu primitiv.

Die Darstellung des sog. Phycoerythrins geschah von Schütt durch Ausziehen einer Quantität Florideensprosse, besonders von *Ceramium*, mit Wasser. Dabei wurde das Material in offenen Gefäßen wochenlang, z. B. vom 3. December bis 6. Januar (l. c. pag. 308) macerirt. Es leuchtet ohne Weiteres ein, dass außer dem Farbstoffe eine Menge Salze neben den organischen Substanzen bei einer so lang dauernden Behandlung mit Wasser in Lösung gehen. Aber es versteht sich auch fast von selbst, dass der Farbstoff sich in so langer Zeit verändern muss. Ich habe in früheren Mittheilungen (Farbstoffe der Blüthen und Früchte) nachgewiesen, dass die rothen Farbstoffe sich schon durch Einwirkung mancher Salze verändern. Wie mir scheint, haben die Farbstoffuntersuchungen neuerer Zeit, mögen sie nun vollkommener oder unvollkommener ausgefallen sein, das Resultat ergeben, dass es sich um sehr schwierige Untersuchungen handelt. Es fehlt desshalb noch an vollkommenen Trennungsmethoden, aber ich glaube, man sollte doch den Versuchen den Vorzug geben, die sich einigermaßen bewährt haben. Die von mir zur Trennung der Chlorophyllfarbstoffe angegebene Methode hat sich in so fern als gut erwiesen, als es Zopf gelang, durch ihre einfache Übertragung auf die Pilzfarbstoffe hier zuerst brauchbare Resultate zu erlangen. Es scheint mir geboten, auf ähnlichen Wegen weiter zu gehen und wirkliche Methoden zu suchen.

Wenn Schütt sagt (l. c. pag. 312), so lange man den Farbstoff der Florideen nicht chemisch rein darstellen könne, müsse man sich auf die optische Charakterisirung beschränken, so hat er damit die eigentliche Aufgabe umgangen, denn es sind bisher überhaupt gar

keine Versuche gemacht worden, das »Phycoerythrin« darzustellen, so dass man von einem Nichtkönnen bisher nicht sprechen darf. Es ist aber ein weiterer Irrthum zu glauben, für spectroskopische Untersuchungen könne man sich mit ganz unreinen Substanzen begnügen.

Man kann mit den langen Zahlentabellen über die Spectra verschiedener ganz unreiner Lösungen des sog. Phycoerythrins wissenschaftlich nichts anfangen. Wenigstens ist es mir nicht gelungen herauszufinden, dass unsere Kenntnisse der chemischen Zusammensetzung oder der Bedeutung des Florideenfarbstoffs durch die Zahlentabellen irgend etwas gewonnen haben. Diese Untersuchungen bestätigen nur im Allgemeinen die früheren spectroskopischen Angaben Rosanoff's und widerlegen die Ansicht Pringsheim's, dass das Spectrum des Florideenroths Chlorophyllstreifen enthalte, eine Ansicht, die durch Pringsheim's Beobachtung unreiner Lösungen entstand.

Schütt sagt (l. c. pag. 322): »Wir haben jetzt drei optisch gut charakterisirte Verbindungen studirt:

1) α-Phycoerythrin, ist blauroth, durch Wasser aus den Pflanzen direct extrahirbar,

2) β-Phycoerythrin, ist rosaroth, aus ersterem durch Einwirkung indifferenter Reagentien, wie Alkohol, Chlorbaryum entstehend,

3) γ-Phycoerythrin, violettblau, durch Säuren ausfällbar.«

Nach meinen Untersuchungen giebt es keine verschiedenen Modificationen des Florideenroths, welches denn auch nicht violett- oder blauroth ist. Die violetten Farben kommen nur durch Einwirkung von Salzen oder Alkalien auf den rein carminrothen Farbstoff zu Stande. Die α-, β-, γ-Phycoerythrine sind nur verschiedene Stadien der Umänderung des Farbstoffes, abgesehen von den zahlreichen unbekannten Verunreinigungen, welche den Lösungen von Schütt beigemengt waren.

Ich halte es daher auch für ganz unzulässig, diese Lösungen Phycoerythrin zu nennen, weil dadurch der Anschein entsteht, als ob man es mit einem chemisch gut charakterisirten Körper zu thun habe. Eine solche Bezeichnung ist eben so unrichtig, als wenn man einen Kaffeeabsud Coffeïn nennen wollte.

Da Schütt gar keine reine Farbstofflösung in Händen hatte, so müssen seine Beobachtungen auch meistens ganz anders gedeutet werden, als von ihm geschehen. Wenn er angiebt, der rothe Farbstoff werde durch Licht, Luft und Wärme entfärbt, so ist dabei die Beimengung von Verunreinigungen ganz bei Seite gelassen. Erhitzt man die unreine, salzhaltige Farbstofflösung schnell, so wird

der Farbstoff nicht durch die Wärme zerstört, wie Schütt pag. 309 angiebt, sondern durch die Beimengungen in der Lösung. Eben so kann die Wirkung des Alkohols auf eine unreine Lösung nichts lehren, und am bedenklichsten erscheinen die chemischen Reactionen, welche mit den sog. Phycoerythrinen angestellt wurden. Wie Schütt Chlorbaryum ein indifferentes Reagens nennen kann, muss jedem Chemiker unverständlich sein. Die auf die oben angegebene Weise gewonnenen Phycoerythrinlösungen werden von Schütt mit Barythydrat und Kalkwasser versetzt (pag. 320):

»Barythydratlösung zur Phycoerythrinlösung gesetzt entfärbt dieselbe vollkommen. Es bildet sich ein farbloser Niederschlag, welcher, auf einem Filter gesammelt, mit Salzsäure blauroth wird, während die Lösung durch Säure nicht verändert wird.

Kalkwasser fällt in gleicher Weise einen sehr schwach gefärbten bräunlich-gelben Niederschlag aus, der durch Säure roth wird, während die Flüssigkeit durch Säure nicht verändert (?) wird.

Das Phycoerythrin wird hiernach von Alkalien und alkalischen Erden als mehr oder minder farblose Verbindung gefällt.«

Schütt lässt bei seinen chemischen Untersuchungen vollständig außer Acht, dass die durch wochenlange Maceration von Florideen gewonnene Phycoerythrinlösung Phosphate und Carbonate in Menge enthält, und dass mit Baryt- und Kalkwasser Niederschläge entstehen, die keineswegs Phycoerythrinverbindungen, sondern gewöhnlicher phosphorsaurer und kohlensaurer Kalk oder Baryt sind. Die Rothfärbung dieser Niederschläge durch Säuren ist ganz erklärlich, da es bekannt ist, dass solche Niederschläge gleichzeitig in Lösung befindliche Farbstoffe mit sich reißen.

Um nun zu meinen eigenen vorläufigen Untersuchungen überzugehen, so habe ich mich davon überzeugt, dass die Darstellung des Florideenroths auf ganz besondere Schwierigkeiten stößt, und es ist mir nicht gelungen, den Farbstoff auch nur in etwas reinerer Form zu gewinnen. Um so mehr glaube ich, ist die Mittheilung dieser Resultate angezeigt, damit endlich die immer wieder auftauchenden Farbstoffuntersuchungen nach berühmten Mustern aufhören.

Wenn man weiß, dass in den Florideen drei Farbstoffe (grüner und gelber Chlorophyllfarbstoff und Florideenroth) vorkommen, von denen zwei in Alkohol löslich, der dritte in Alkohol unlöslich und in Wasser löslich ist, so scheint ihre Trennung leicht zu sein. Sie wird aber illusorisch, da noch andere bisher übersehene Verhältnisse vorhanden

sind: wenn man Florideen mit destillirtem Wasser extrahirt, so erhält man nicht, wie bisher geglaubt wurde, eine rothe reine Farbstofflösung, sondern der Farbstoff wird wahrscheinlich als eine Eiweißverbindung extrahirt.

Die Angabe, dass das Florideenroth leicht in Wasser übergehe, ist nicht allgemein richtig. *Phyllophora nervosa*, *Halymenia monardiana* und andere geben den rothen Farbstoff auch nach tagelangem Macerriren mit Wasser nicht ab. Leicht wird der Farbstoff aus *Dudresnaya purpurifera* von Wasser aufgenommen. Man erhält eine schön carminrothe Lösung, die prächtig ziegelroth fluorescirt. Der rothe Florideenfarbstoff stimmt mit dem Chlorophyllgrün darin überein, dass er nur in Lösung fluorescirt, nicht so lange er an die lebendigen Chromatophoren gebunden ist.

Aus der Lösung suchte ich den Farbstoff in fester Form zu gewinnen. Dass einfaches Eindampfen auf dem Wasserbade auf Schwierigkeiten stößt, konnte man sich sagen. Da Florideensprosse beim Eintauchen in heißes Wasser grün werden, so war auch eine Veränderung der Lösung bei Gegenwart von Salzen vorauszusehen, wenn sie erhitzt wurde. Ich suchte desshalb den Farbstoff durch Eindampfen der Lösung bei niederer Temperatur zu gewinnen, ein Verfahren, welches ich auch zur Gewinnung anderer veränderlicher Substanzen empfehlen möchte. Ich dampfte die Lösung auf flachen Tellern in dünner Schicht bei 35—40° ein. Dies ging ziemlich schnell vor sich, und was die Hauptsache war, der Farbstoff behielt seine Farbe. Er ließ sich in Form spröder Blättchen von den Tellern lösen. Allein beim Versuch, den festen Farbstoff wieder in Wasser aufzulösen, ergab sich, dass er vollständig unlöslich geworden war. Wie meine Vorgänger könnte ich hier wohl auch von einer »Modification« des Farbstoffes sprechen, was das Bequemste wäre. Ich erkläre mir das Unlöslichwerden des Farbstoffes bei 40° jedoch dadurch, dass wahrscheinlich die Annahme, man extrahire mit Wasser einen reinen Farbstoff, unrichtig ist. Mir scheint aus meinen Beobachtungen hervorzugehen, dass der Farbstoff in Form einer Eiweißverbindung in den Chromatophoren vorhanden ist und als solche ausgezogen wird. Für die Richtigkeit dieser Ansicht sprechen noch andere Ergebnisse. Bei den Löslichkeitsverhältnissen der Florideenfarbstoffe schien mir Anfangs der Weg für eine Trennungsmethode gegeben. Ich entfernte durch Extrahiren mit Alkohol die Chlorophyllfarbstoffe vollständig und glaubte aus dem so gereinigten Material nun den rothen Farbstoff mit Wasser aus-

ziehen zu können. Es ging aber keine Spur Farbstoff mehr in Lösung. Die Einwirkung des Alkohols musste also die noch normal roth erscheinenden Chromatophoren doch verändert und den Farbstoff in Wasser unlöslich gemacht haben. Ich kann mir dies nur so erklären, dass die in Wasser lösliche Eiweißverbindung des rothen Farbstoffs durch Alkohol gerinnt und unlöslich wird. Der Eiweißgehalt der rothen Lösung scheint mir auch daraus hervorzugehen, dass mit Ferrocyankalium und Essigsäure in der Kälte ein starker weißer Niederschlag entsteht.

Die bisherige Auffassung, als ob das Florideenroth als reiner Farbstoff, der in Wasser gelöst wäre, die Chromatophoren durchtränke, scheint mir irrig zu sein. Wie die Chlorophyllfarbstoffe mit fett- oder wachsartigen Substanzen verbunden sind, so ist wahrscheinlich das Florideenroth die Eiweißverbindung eines Farbstoffes, ähnlich dem Hämoglobin. Vielleicht sind die Verhältnisse beim braunen Phaeophyceenfarbstoff und beim Cyanophyceenfarbstoff analog.

Bryopsis disticha.

Der rothe Farbstoff, welchen die Florideen in so reichlicher Menge produciren, dass er ihnen einen so auffallenden Charakter verleiht, ist nicht auf diese Abtheilung der Meeresalgen allein beschränkt. Auch manche Chlorophyceen enthalten kleine Mengen rothen Farbstoffes. Lässt man *Bryopsis* auf Papier eintrocknen, so umgiebt sich jede Fieder mit einem schwach röthlichen oder violetten Hof. Ein in Wasser löslicher Farbstoff tritt aus den absterbenden Zellen aus und färbt die Faser des Papiers. Trotzdem unter dem Mikroskop die Chromatophoren der genannten Alge rein grün aussehen und der übrige Zellinhalt farblos ist, erscheinen die Rasen von *Bryopsis* dem bloßen Auge doch in einer Nüance von Grün, welche von der Farbe einer Chlorophyllösung erheblich abweicht. Die Menge des die Chlorophyllfarbe beeinflussenden rothen Farbstoffes ist aber zu gering, um den Unterschied sehr auffallend zu machen. Auffallend ist hingegen der Farbenwechsel, wenn man die Pflanzen in Alkohol legt. Sie nehmen schon nach einigen Minuten eine schön rein grüne Farbe an. Dies ist dadurch bedingt, dass der in Alkohol unlösliche rothe Farbstoff unlöslich gemacht und ausgefällt wird. Die mikroskopische Beobachtung ergiebt, dass Anfangs durch den Zutritt des Alkohols der rothe Farbstoff sich zu kleinen ungeformten und halbflüssigen Massen zusammenballt. Nachdem die Pflanzen beim längeren Verweilen in

Alkohol völlig entfärbt sind, lässt sich beobachten, dass der Farbstoff in rothen kleinen Krystallaggregaten oder rhombischen Täfelchen ausgeschieden worden ist. Entfernt man die geringe Menge des rothen Farbstoffes durch Auskochen mit Wasser, so findet ebenfalls ein Übergang der unreinen grünen Farbe in reines Grün statt. So gering diese Menge des rothen Farbstoffes ist, so scheint ein Nachweis in so fern von Interesse, als daraus eine gewisse Übereinstimmung des Stoffwechsels der grünen Meeressiphoneen mit den Florideen erhellt. Für phylogenetische Untersuchungen ist ebenfalls das Vorkommen des rothen Farbstoffes bei den grünen Siphoneen von Interesse.

Taonia atomaria und *Dictyota dichotoma.*

Auch bei diesen beiden braunen Algen des Golfes von Neapel tritt beim Trocknen auf Papier ein rother Farbstoff auf, welcher das reine Carmoisin des Florideenroths besitzt. Übergießt man in einer weißen Porzellanschale Sprosse von *T.* mit destillirtem oder gewöhnlichem Wasser, so beginnt sehr bald die Extraction des rothen wasserlöslichen Farbstoffes; man erhält eine deutlich florideenrothe Lösung, und dies beweist, dass, wenn die Menge dieses Farbstoffes auch gegenüber den anderen Farbstoffen gering ist, doch relativ mehr rother Florideenfarbstoff neben dem Chlorophyll und dem Phaeophyceenbraun vorhanden ist, als bei den grünen Siphoneen. Bei den Dictyoteen dürfte ebenfalls das Auffinden von Florideenroth phylogenetisches Interesse besitzen.

Eine auffallende Erscheinung bleibt es immer, dass wenn man Phaeophyceensprosse in siedendes Wasser taucht, dieselben momentan grün erscheinen. Dass hier keine Zerlegung des braunen Farbstoffes eintritt, geht daraus hervor, dass derselbe nach einiger Zeit unverändert in das Wasser diffundirt, wobei eine Reactionsänderung (Säurebildung) nicht zu constatiren ist. Beim Eintauchen eines Sprosses in heißes Wasser verändert sich die Farbe so schnell, dass man ein Herausdiffundiren des Phaeophyceenbrauns nicht annehmen kann. Man darf die Erscheinung wohl nur so auffassen, dass die Trennung der Farbstoffe von einander in der Zelle schon genügt, um die reine grüne Farbe des Chlorophylls hervortreten zu lassen, wie dies ja auch bei *Bryopsis* durch Alkoholbehandlung eintritt.

Noll hat außer den hier behandelten Farbstoffen noch das Vorkommen eines intensiv blaurothen bei den Florideen angegeben[1], wodurch die Verhältnisse sich noch compliciren würden. Nach meinen

[1] Flora 1893 pag. 29.

Beobachtungen ist in den lebenden Chromatophoren der Florideen kein blauer oder blaurother Farbstoff vorhanden. Das von Noll beobachtete Auftreten eines solchen beruht auf Veränderung des Florideenrothes durch die Salze des Zellinhaltes und des Meerwassers beim Absterben der Zellen, tritt aber nicht einmal immer ein, wenn die Zellen getödtet werden. Die Anwendung einer Permanganatlösung zur Demonstration der Auslöschung des Chlorophyllgrüns, wie Noll vorschlägt, entspricht daher auch nicht ganz den natürlichen Verhältnissen, besonders da bei Noll's Demonstrationsversuch die Farbe der grünen Flasche die violette Lösung umgiebt, während, wie unten erörtert wird, in den Chromatophoren wohl umgekehrt das Florideenroth den Mantel bildet. Ich demonstrire die vollständige Auslöschung des Chlorophyllgrüns der Florideen durch das Florideenroth immer in folgender Weise. Zwei Bechergläser, welche so in einander passen, dass der Rand des kleineren dem des größeren Glases aufliegt und die Wände beider einen mantelförmigen Zwischenraum lassen, werden in einander gestellt. In das äußere Glas kommt eine dünne alkoholische Fuchsinlösung, die dem Roth der meisten Florideen entspricht. In das innere kann man entweder eine alkoholische Chlorophylllösung geben, oder noch besser füllt man es mit Wasser und bringt einige frische grüne Blätter hinein. Durch die verdünnte Fuchsinlösung hindurch erscheinen die grünen Blätter rein roth, das Chlorophyllgrün ist vollständig ausgelöscht. Nimmt man eine sehr dünne Fuchsinlösung, so erscheint die eigenthümliche durch das Grün beeinflusste Nüance des Roths, wie man sie zuweilen bei den Chromatophoren der Florideen beobachtet. Zur Demonstration der analogen Erscheinung bei den Phaeophyceen wird in das äußere Becherglas eine Jodlösung oder brauner Pezizenfarbstoff in alkoholischer Lösung eingefüllt.

Wie sind die Farbstoffe in den Chromatophoren vertheilt?

Durch die Untersuchungen von Pringsheim, Schimper, Schmidt und A. Meyer ist diese Frage im Allgemeinen bedeutend gefördert worden. Die Entdeckung, dass die Chlorophyllkörner keine soliden Körner sind, sondern Vacuolen enthalten, legt die Annahme nahe, dass der Farbstoff in diesen Vacuolen abgelagert ist, während das Gerüst der Chromatophoren farblos ist. Diese Ansicht wird durch Beobachtungen von Schimper und Meyer gestützt, welcher Letztere die Farbstoffeinlagerungen als Grana bezeichnete. Diese rein morphologische

Bezeichnung erscheint, nachdem nachgewiesen worden ist, dass die Farbstoffe in Verbindung mit wachsähnlichen Substanzen als weiche, plastische Masse in den Chromatophoren vorhanden sind[1], nicht ganz zweckmäßig, da man unter einem Granum eher ein hartes Korn verstehen wird.

Auch bei den Phaeophyceen und Florideen ist meiner Ansicht nach die grüne Farbstoffmasse in den Vacuolen der Chromatophoren untergebracht. Es fragt sich aber um so mehr, wie man sich die gleichzeitige Einlagerung der braunen und rothen Nebenpigmente zu denken habe. Eine Vorstellung darüber ist um so weniger unmittelbar gegeben, als es sich um zwei Farbstoffgruppen von ganz verschiedenen Eigenschaften handelt. Die grüne Farbstoffmasse ist in Wasser unlöslich und löslich in Alkohol, die Nebenpigmente verhalten sich gerade umgekehrt. Die einen sind Verbindungen mit Fettsäureestern, die anderen Eiweißverbindungen. Daraus ergiebt sich die große Unwahrscheinlichkeit, dass die Chlorophyllfarbstoffe mit den Nebenpigmenten einfach vermischt seien.

Schon Kützing suchte sich über diesen Punkt klar zu werden, doch ist seine Ansicht irrthümlich. Kützing sagt l. c. pag. 23: »Das Chlorophyll ist bei den Heterocarpen, wie bei anderen Pflanzen an Zellenkügelchen gebunden; im Leben und wenn die Tange noch ihre rothe Farbe besitzen, erscheinen jedoch die Zellenkügelchen roth, nicht grün gefärbt. Sie erscheinen aber grün, wenn aus den Zellen der rothe Farbstoff ausgeflossen ist. Der letztere scheint daher als aufgelöste Flüssigkeit in den Zellen enthalten und eben so wenig an die Zellenkügelchen als an die Zellen selbst gebunden zu sein. Die grünen Chlorophyllkügelchen sind von ihr umgeben, weil aber das Roth überwiegt, so wird nicht nur die Farbe des Chlorophylls vollständig aufgehoben, sondern die Kügelchen selbst sind noch scheinbar roth gefärbt, weil sie in der rothen Flüssigkeit liegen. Fließt die rothe Flüssigkeit aus, so kommt auch die grüne Farbe der Kügelchen zum Vorschein.«

Diese Ansicht Kützing's ist, wie gesagt, nicht richtig. Der rothe Farbstoff der Florideen und der braune der Phaeophyceen sind immer an Chromatophoren gebunden. Der Anschein, als ob die Zelle eine rothe Lösung enthält, kann dadurch entstehen, dass die Chromatophoren vielfach flächenförmig sind und nur sehr zarte Contouren zeigen.

[1] Hansen, Die Farbstoffe des Chlorophylls. Darmstadt 1889.

Alle Farbstoffe sind in das Chromatophor eingelagert und vertheilen sich offenbar in ganz eigenthümlicher Weise darin. Die grüne Farbstoffmasse erfüllt die Vacuolen, die Nebenpigmente nehmen als Eiweißverbindungen an der Bildung des Gerüstes der Chromatophoren Theil. Mit anderen Worten, wir haben ein roth- oder braun gefärbtes Gerüst, dessen Hohlräume die grüne Farbstoffmasse erfüllt, wie bei den übrigen Chlorophyllpflanzen.

Schon aus den chemischen Verhältnissen der Farbstoffe der nicht grünen Meeresalgen scheint mir hervorzugehen, dass die Annahme, als ob sämmtliche Farbstoffe mit einander gemengt seien und dies Gemenge in die Chromatophoren eingelagert sei, unwahrscheinlich ist. Es ist unwahrscheinlich, dass in Alkohol lösliche, in Wasser unlösliche Fettfarbstoffe sich so innig mit den Eiweißverbindungen der Nebenpigmente mischen sollten, dass die Chromatophoren so rein roth oder braun erscheinen, wie dies der Fall ist. Wären die Farbstoffe nicht in den Chromatophoren getrennt, sondern vermischt, so würden die Florideen eine ganz andere Farbe haben.

Auch die von manchen Autoren geäußerte Ansicht, dass die Chromatophorenfarbstoffe erst bei den Darstellungsversuchen entständen und dass dabei einheitliche Chromophylle in zahlreiche Farbstoffe aus einander fielen, kann ich nicht theilen. Hiergegen sprechen ebenfalls die chemischen Eigenschaften der Farbstoffe. Namentlich spricht gegen die Ansicht, dass die aus Meeresalgen darstellbaren Farbstoffe Spaltungsproducte seien, die Thatsache, dass in einigen Fällen eine Trennung auch ohne die Anwendung von Reagentien gelingt. Zellen mancher Florideen, z. B. von *Liagora* (Fig. 23), kann man durch mechanischen Druck zum Absterben bringen. Das zeigt sich an einer Deformation des Zellinhaltes. Dabei treten auch die Farbstoffe der Chromatophoren aus einander, indem der rothe Farbstoff sich immer in Form von rein carmoisinrothen Krystallen (oder vielleicht, wegen ihrer Eiweißnatur besser gesagt, Krystalloiden) ausscheidet, während die eigentlichen Chlorophyllfarbstoffe den Zellinhalt diffus grün färben (Fig. 24). Es ist nicht anzunehmen, dass durch bloßen Druck ein einheitlicher Farbstoff sich in dieser Weise in Componenten spalten sollte. Die schon vorher getrennt im Chromatophor vorhandenen Farbstoffe treten einfach ganz aus einander.

Bedeutung der Algenfarbstoffe.

Eine der auffallendsten Thatsachen, welche wir bei den meerbewohnenden Algen antreffen, ist offenbar die größere Anzahl von Farbstoffen im Vergleich zu den übrigen Pflanzen. Wir finden nicht andere, sondern mehr Farbstoffe. ENGELMANN, welcher nach der Bedeutung dieser Verschiedenheit zwischen Meeresalgen und anderen Pflanzen fragte, fasst die verschiedenen Farbstoffe als etwas Zusammengehöriges auf, nennt sie Chromophylle und bezeichnet sie insgesammt als Bedingung der Ernährung, als einen Ersatz des Chlorophylls der übrigen Pflanzen.

Nach den oben erörterten Resultaten der Farbstofftrennung bei den Meeresalgen kann kein Zweifel mehr darüber obwalten, dass sie dieselben Chlorophyllfarbstoffe enthalten, wie andere grüne Pflanzen. Es ist also auch bei ihnen die Vorbedingung der Ernährung gewöhnliches Chlorophyll, und von einem Ersatz dieses durch Chromophyll kann nicht die Rede sein.

Um so mehr ist es angezeigt, die Frage nach der physiologischen Bedeutung der Nebenpigmente von Neuem aufzuwerfen. Denn die von anderen Botanikern angenommene Beziehung der Nebenpigmente zum Lichte, welche auf Grund der Absorptionsspectren angenommen wurde, läuft ja auch nur auf eine Verbindung mit dem Assimilationsprocesse hinaus. Das einseitige Hervorheben der Beziehung der Nebenpigmente zum Lichte ist allein durch die bequemen aber unfruchtbaren spectroskopischen Untersuchungen hervorgerufen worden.

Ich möchte hier einen ganz anderen Gedanken aussprechen, nämlich, dass die Farbstoffe zwar zum Gaswechsel der Meeresalgen, aber zur Athmung in Beziehung stehen, dass sie die Bedeutung besitzen, den Sauerstoff anzuziehen, also als Athmungspigmente zu bezeichnen wären. Wenn damit die Meeresalgen allen anderen Pflanzen gegenüber eine andere Organisation, eine größere Vollkommenheit, wenn man will, aufzuweisen scheinen, so steht damit in Einklang, dass auch ihre Lebensbedingungen ganz einzig in ihrer Art sind. Was die Möglichkeit der Aufnahme des Sauerstoffs betrifft, so wächst nur eine kleine Anzahl der Meeresalgen so, dass sie mit der Atmosphäre in genügender Berührung sind. Diese Formen sind aber auch meist Chlorophyceen, sie entbehren wegen ihres günstigen Standortes besonderer Athmungspigmente. Die untergetauchten Formen haben nur gelösten Sauerstoff zur Verfügung, und da man annehmen muss, dass in der Lösung die Sauerstoffmolecüle weniger beweglich

sind, als in dem Gasgemenge der atmosphärischen Luft, so muss man schließen, dass auch bei den Meeresalgen besondere Eigenschaften vorhanden sind, um diese gegebenen Verhältnisse auszugleichen und sie in den Stand zu setzen, den Athmungssauerstoff an sich zu reißen. Bei der Ausrüstung der Land- und Süßwasserpflanzen mit Spaltöffnungen und einem ausgebildeten Intercellularsystem oder besonderem Aërenchym ist von vorn herein die Möglichkeit einer geeigneten Sauerstoffzufuhr gegeben, und sie bereitet der Vorstellung keine größere Schwierigkeit. Bei den Meeresalgen ist das Alles anders. Ihre vielfach ohne Intercellularräume verbundenen Gewebezellen schließen eine Luftcirculation aus. Sind Zwischenzellräume vorhanden, so sind dieselben meist mit Schleim erfüllt. Spaltöffnungen oder andere Öffnungen sind an der Oberfläche nicht vorhanden. Vielmehr bildet diese durch die Form der Gewebe einen festen Abschluss nach außen. Dass aber der Sauerstoff ohne Weiteres durch Diffusion in die Gewebe eintreten sollte, ist wegen der gallertartigen, quellbaren Beschaffenheit derselben sehr unwahrscheinlich. Daher ist die Ansicht, dass zur Aufnahme des Sauerstoffs besondere Einrichtungen (Anziehungsstoffe) bei den Meeresalgen vorhanden seien, eigentlich eine Forderung. Besonders auch desshalb, weil die Bedingungen der Umgebung vielfach so sind, dass sie wegen der Concurrenz im Sauerstoffbedarf den Meeresalgen die Athmung erschweren müssen. Wer Meeresalgen an ihren Standorten beobachtet hat, weiß, dass diese Orte Stätten ganz besonders ausgiebiger Fäulnisprocesse sind. Bacterienmassen treiben an den Standorten der Meeresalgen ihr Wesen und absorbiren den Sauerstoff, so dass diese ohne besondere Athmungspigmente wohl unter Umständen an Sauerstoffmangel leiden können. Dass der Florideenfarbstoff mit der Assimilation nichts zu thun hat, scheint mir daraus hervorzugehen, dass die Menge dieses Farbstoffes mit dem Standort sehr wechselt. Manche Florideen z. B. *Gigartina Tedei* ist fast ganz grün und hat nur einige rothe Spitzen. Trotzdem wächst sie und assimilirt. Dazu ist also der rothe Farbstoff keineswegs nöthig. Solche grün werdenden Florideen wachsen aber immer nahe der Oberfläche, wo sie also den nöthigen Sauerstoff leichter gewinnen können, und erst mit der größeren Tiefe sehen wir immer mehr das Auftreten des rothen Athmungsfarbstoffes Hand in Hand gehen. Es scheinen mir also alle Verhältnisse mit der Ansicht, dass die Nebenpigmente bei den Florideen, Phaeophyceen und auch bei den Cyanophyceen, welche meist wegen ihrer Schleimhüllen auch der Luftdiffusion Schwierigkeiten entgegensetzen, Athmungspigmente seien,

welche den Sauerstoff an sich reißen, um ihn an die Gewebe abzugeben, sich besser zu vertragen als mit der durch nichts gestützten Annahme, dass die Farbstoffe mit der Assimilation zusammenhängen.

Erklärung der Abbildungen
auf Tafel 12.

Dictyota dichotoma.

Fig. 1. Querschnitt durch einen Spross.
Fig. 2. Durchschnitt durch einen Spross parallel zur Längsachse.
Fig. 3. Ansicht eines Sprosses von oben. Die Einstellung ist so gewählt, dass die großen Zellen des Speichergewebes mit ihren Fetttropfengruppen durch das Assimilationsgewebe durchscheinen.
Fig. 4. Emulgirung und Auswanderung der Fettmassen.
Fig. 5. Einwanderung des Fettes und Bildung der Tropfen.

Taonia atomaria.

Fig. 6. Durchschnitt durch einen Spross parallel der Längsachse.
Fig. 7. Ansicht eines Sprosses von oben. Assimilationsgewebe mit Fetttropfen.
Fig. 8. Eine Zelle des Speichergewebes mit ihrer centralen aus Tropfen zusammengesetzten Fettkugel. Unten mehrere mit ihr verbundene Assimilationszellen mit Chromatophoren und Fetttropfen.
Fig. 9. *a* und *b* Emulgirung und Auswanderung des Fettes.

Asperococcus compressus.

Fig. 10. *a* Paraphysen mit Fetttropfen, *b* Paraphysen nach Behandlung mit Äther, wobei die in der Fettmasse verborgenen Chromatophoren zum Vorschein kommen, *c* Osmiumsäurereaction in den Paraphysen, *d* Chromatophoren mit kleinen Fetttröpfchen.

Chondriopsis coerulescens.

Fig. 11. *a*, *b*, *c* Zellen mit lichtbrechenden Massen, *d* Chromatophoren mit peripherischen Ausscheidungen, *e* Zelle des inneren Gewebes mit dem netzförmigen Protoplasmabeleg eingelagerter Chromatophoren.

Gracilaria dura.

Fig. 12. *a* Zelle des Speichergewebes mit zahllosen Körnern, *b* einzelne Körner bei starker Vergrößerung.
Fig. 13. Reaction der Zwischenzellmasse mit Jod-Jodkalium.

Laurencia obtusa.

Fig. 14. *a* Oberflächenzellen mit Tropfengruppen, *b* eine Gruppe dieser Tropfen, *c* Zelle des inneren Gewebes mit Inhaltskörper, *d* Inhaltskörper in verschiedenen Lagen, *e* Zellen mit dem an seinem Protoplasmanetz aufgehängten Inhaltskörper. Die Chromatophoren sind weggelassen. *f* Inhaltskörper mit Äther behandelt, *g* Beginn der Ausscheidung des Körpers in jungen Haaren.

Halymenia monardiana.

Fig. 15. Zellen mit Jod-Jodkalium behandelt. Krystalle der braunen Substanz.

Scinaja furcellata.

Fig. 16. Querschnitt durch einen Spross.
Fig. 17 und 18. Querschnitte durch die Epidermis und das Assimilationsgewebe.
Fig. 19. Epidermis von oben.
Fig. 20. Epidermis und Chromatophorenzellen.
Fig. 21. Chromatophorenzellen mit flächenförmigen Chromatophoren, an deren Unterseite Tropfen ausgeschieden werden.
Fig. 22. Der isolirte centrale Fadenstrang mit seinen nach der Peripherie ausstrahlenden Verzweigungen.

Liagora distenta.

Fig. 23. Zellen mit Chromatophoren.
Fig. 24. Zellen durch Druck getödtet, wobei die Farbstoffe getrennt werden.

Ein neues Schliefsnetz.

Von

Dr. W. Giesbrecht
in Neapel.

Mit Tafel 13.

1. Über die Brauchbarkeit der Horizontalnetze.

Unter den mancherlei Controversen, welche die Plankton-Expedition angeregt hat, ist auch diejenige, ob die vertical oder die horizontal fischenden Schließnetze den Vorzug verdienen, und die Theilnehmer an jener Expedition[1] sind mit Entschiedenheit für das Verticalnetz eingetreten, als den einzigen Apparat, der für eine ausreichend exacte quantitative Bestimmung des Planktons zu brauchen sei. Handelt es sich nun aber nicht sowohl darum, das Plankton-Quantum mit möglichster Genauigkeit zu bestimmen, als um andere Fragen, z. B. in welcher Tiefe die einzelnen pelagischen Arten leben, ob sie zu verschiedenen Tages- und Jahreszeiten oder in verschiedenen Perioden ihrer Entwicklung in verschiedenen Tiefen leben, welches die unterste Grenze pelagischen Lebens ist etc., und hat man nebenher die Absicht, die pelagischen Tiefenthiere in möglichst großer Zahl heraufzubefördern, damit sie auch als Objecte für andere zoologische Untersuchungen dienen, so wird man ein Verticalnetz nur dann mit Vortheil anwenden können, wenn dasselbe sehr große Dimensionen hat, und wenn man es sehr oft durch die zu

[1] Vgl. besonders Fr. Schütt, Analytische Plankton-Studien. Ziele, Methoden und Anfangsresultate der quantitativ-analytischen Plankton-Forschung. Kiel und Leipzig 1892. (Separat aus Neptunia, Venezia; Jahrg. 1892.) pag. 23 ff.

untersuchende Tiefenschicht hindurchzieht. Ein großes Verticalnetz ist aber nur auf einem entsprechend großen Schiff zu handhaben, und eine häufige Wiederholung der Fänge beansprucht einen Aufwand von Zeit, den man sich gern sparen wird. Da nun der Dampfer der Zoolog. Station nur klein ist, hier also nur ein entsprechend kleines Verticalnetz angewendet werden könnte, dessen Kleinheit mithin ein um so häufigeres Auswerfen und sehr viel Zeit erfordern würde, und da ferner die quantitative Bestimmung des Planktons im Golfe von Neapel nur locale Bedeutung haben könnte, die Frage nach der größeren oder geringeren Gleichmäßigkeit in der Vertheilung des Planktons und nach dem quantitativen Gehalt des Planktons in den verschiedenen Tiefenschichten vielmehr zunächst im offenen Ocean zu lösen ist, so erschien es für die Zwecke der Zoolog. Station geeignet, sich eines Horizontalnetzes zu bedienen. Wenn die Fänge desselben aber bei geringerem Aufwande von Zeit ausgiebiger sein sollten als diejenigen mit einem gleich großen Verticalnetz, so musste dieses Horizontalnetz nicht nur die selbstverständlichen Forderungen eines sicheren Verschlusses während des Hinablassens und Heraufholens und einer möglichst einfachen Construction erfüllen, sondern auch eine unbegrenzte Öffnungsdauer haben, und es musste so gebaut sein, dass die Ebene seiner Öffnung sich während des Fischens möglichst senkrecht zur Zugrichtung stellte, um auf diese Weise eine möglichst große Wassermasse zu filtriren.

Wenn nun die Horizontalnetze auch in geringerem Grade als das Verticalnetz Hensen's geeignet sind, Material für die Bestimmung des Quantums von Plankton zu liefern, so trifft doch ein anderer Vorwurf, den man ihnen gemacht hat, ganz und gar nicht zu, dass sich nämlich nicht mit ausreichender Genauigkeit feststellen lasse, in welcher Tiefe sie eigentlich fischen. Denn dieser Vorwurf gründet sich auf irrige Vorstellungen vom Verhalten des Netzes und besonders des Taues während des Horizontalfischens, und da dieselben, nach den Abbildungen in einigen Arbeiten über pelagische Fischerei (vgl. z. B. die unten pag. 323 citirte Arbeit von Vigier) zu urtheilen, sehr verbreitet sind und z. Th. auch bei Schütt (l. c. Figur 2—4, pag. 25—28), der zuerst sich mit der Theorie des Horizontalfischens eingehend beschäftigt hat, zum Vorschein kommen, so möchte ich zu ihrer Widerlegung die Ergebnisse von Untersuchungen mittheilen, die ich theils an Bord, theils in dem großen Becken unseres Aquariums anstellte und die mir mit der mathematischen Überlegung in Einklang zu stehen scheinen.

Zuvor noch einige Bemerkungen. Ich setze voraus, dass man das Netz von einem Krahn am Hintertheile des Schiffes bis an die untere Grenze der zu durchfischenden Tiefenschicht bei stehendem Schiff vertical hinablässt, dann eine beliebige Strecke fährt, stoppt und das Tau aufwindet. Von der Fahrgeschwindigkeit und anderen später anzuführenden Umständen hängt die Neigung des Taues ab, und ich nenne den Winkel, den dasselbe mit der Horizontale bildet, den Einfallswinkel. Unter der concaven Krümmung des Taues verstehe ich diejenige, bei der das Tau sich vom Schiffe abkrümmt, seine concave Seite also dem Schiffe zukehrt (Taf. 13 Fig. 10), unter der convexen Krümmung die entgegengesetzte (vgl. die pag. 307 citirten Figuren bei Schütt und Viguier). Um den Einfallswinkel zu messen, wurde am Hinterbord eine horizontale Stange angebracht; dieselbe war um ihr befestigtes Ende drehbar, so dass sie stets an das Tau angelegt werden konnte; an ihr war eine Centimetertheilung angebracht (der Nullpunkt derselben befand sich 1,8 m vertical unter demjenigen Punkte, an welchem das Tau die Rolle des Krahns verließ), so dass in jedem Augenblick die Länge der horizontalen Cathete abzulesen[1] und der Einfallswinkel zu berechnen war.

Die Untersuchung nun, wie Tau und Netz sich beim Horizontalfischen verhalten, und wie man es einzurichten hat, um eine den Bedürfnissen entsprechende Genauigkeit der Tiefenbestimmung zu erreichen, lieferte folgende Ergebnisse.

1) Befestigt man ein Tau (ohne Netz) am Schiff und setzt das Schiff in gleichmäßige Bewegung, so nimmt das Tau alsbald eine Gleichgewichtslage an, in welcher es eine gerade Linie bildet[2], weil überall am Tau das Verhältnis zwischen dem Widerstande des Wassers und der Masse des Taues das gleiche ist.

2) Dabei bildet das Tau mit der Horizontale einen Winkel, welcher abhängt von der Fahrgeschwindigkeit, von der Dicke

[1] Die Ablesung bietet bei bewegter See einige Schwierigkeit; wie sich indessen später zeigen wird, ist sie für ein gegebenes Tau und Netz nur ein Mal nöthig und kann also leicht bei günstigem Wetter gemacht werden.

[2] Um mich durch den Augenschein von dieser Thatsache zu überzeugen, führte ich ein Tau oder vielmehr eine Messingkette (um mit einem hinlänglich schweren und zugleich biegsamen Tau zu experimentiren) an der Scheibe des Aquariumbeckens vorüber; die Kette, die zunächst vertical hing, machte beim Beginn des Zuges eine concave Krümmung, streckte sich alsbald geradlinig und blieb so bis zum Aufhören des Zuges, wo sie eine convexe Krümmung machte, durch die sie in die verticale Lage zurückkehrte.

des Taues und von seinem specifischen Gewicht, nicht aber von seiner Länge[1]; dieser Einfallswinkel (α) ist um so kleiner, je größer die Geschwindigkeit ist, und um so größer, je größer der Durchmesser[2] des Taues und sein specifisches Gewicht ist.

3) Die Tiefe, in der das freie Ende des Taues (Länge $= l$) schwebt, ist $= l \,.\, \sin\alpha$.

4) Hängt man am freien Ende des Taues ein Schwebnetz auf, bei welchem das Verhältnis zwischen Masse und Widerstandsfläche das gleiche ist wie beim Tau, so bleibt das Tau geradlinig gestreckt; überwiegt in diesem Verhältnis die Masse, so krümmt sich das Tau concav, überwiegt die Widerstandsfläche, so krümmt sich das Tau convex[3]. Das Verhältnis zwischen Masse und Widerstandsfläche ist am Netz dasselbe wie am Tau, sobald das Netz eben so viel wie $\frac{f}{d}$ Meter Tau wiegt (Widerstandsfläche des Netzes $= f$ Quadratmeter, Durchmesser des Taues $= d$ Meter)[4].

---

[1] Wenn man zwei Metallstäbe von gleicher Dicke, aber verschiedener Länge neben einander drehbar aufhängt und durchs Wasser zieht, so stellen sie sich parallel.

[2] Der Widerstand des Wassers wächst mit dem Product aus Länge mal dem Durchmesser des Taues, die Masse des Taues aber mit dem Product aus Länge mal dem Quadrate des Durchmessers; da die Vermehrung des Wasserwiderstandes den Einfallswinkel verkleinert, die Vermehrung der Masse des Taues ihn aber vergrößert, so folgt, dass der Einfallswinkel um so größer ist, je dicker das Tau ist; natürlich wächst der Einfallswinkel mit der Dicke des Taues um so schneller, je höher das specifische Gewicht des Taues ist. — Wenn man zwei Metallstäbe von ungleicher Dicke neben einander drehbar aufhängt und durchs Wasser zieht, so ist der Einfallswinkel des dünneren Stabes kleiner als der des dickeren.

[3] In den pag. 307 erwähnten Abbildungen von horizontalfischenden Schwebnetzen wird das Tau mit starker convexer Krümmung dargestellt und das Netz findet sich weit über die der Taulänge entsprechende Tiefe emporgehoben. Ist das Netz sehr leicht, das Tau leicht und dünn und die Fahrgeschwindigkeit übertrieben groß, so mag der Ort des Netzes richtig dargestellt sein; eine derartige Krümmung des Taues aber könnte sich höchstens unter der Bedingung einstellen, dass man an ein schweres Tau statt eines Netzes einen Schwimmer hängt; bei dem Gebrauch der unten (pag. 312) erwähnten Schließnetze hat sich das Tau wohl stets concav gekrümmt, sicher bei dem Tanner'schen und dem des Fürsten von Monaco. — Von der concaven Krümmung des Taues überzeugte ich mich, indem ich an die erwähnte Messingkette Fläschchen hängte, die ich mit verschiedenen Mengen Schrot füllte.

[4] Gegen diese Rechnung wäre einzuwenden, erstens dass das Netz, wie Schütt hervorhebt, keine unveränderliche Angriffsfläche für den Wasserwider-

Ist das Gewicht des Netzes größer, so nenne ich dasselbe überlastet.

5) Die Tiefe, in welcher ein überlastetes Netz schwebt, ist je nach Maßgabe der Überlastung[1] größer als $l \cdot \sin\alpha$. Wenn man daher die Dicke der von einem überlasteten Netz durchfischten Tiefenschicht $= l - l \cdot \sin\alpha$ setzt, so hat man die Dicke der Schicht zu groß, weil ihre obere Grenze zu hoch, angenommen.

6) Ein möglichst großer Einfallswinkel und somit eine möglichst geringe Dicke der zu durchfischenden Tiefenschicht ist erreichbar nach 2) durch Verminderung der Fahrgeschwindigkeit und Vermehrung des specifischen Gewichtes und der Dicke des Taues, nach 5) durch Überlastung des Netzes.

Die praktische Aufgabe nun, welche auf Grund der angeführten Ergebnisse zu lösen ist, besteht darin, die Fahrgeschwindigkeit, das Gewicht des Netzes, die Dicke und den Stoff des Taues so festzustellen, dass die Dicke der auf solche Weise durchfischten Tiefenschicht einen vorgeschriebenen Procentsatz von der Länge des abgelaufenen Taues nicht überschreitet. Die Höhe dieses Procentsatzes hängt ab von der Beschaffenheit des zu lösenden

---

stand bietet, und zweitens, dass der Widerstand, den ein Körper beim Gange durchs Wasser findet, nicht bloß von der Größe seiner Durchschnittsebene abhängt, sondern auch von der Form der Oberfläche, mit der er das Wasser trifft. Der Widerstand des Wassers gegen das Netz wächst nämlich, je mehr sich seine Maschen mit den gefischten Wesen verstopfen; normirt man nun das Gewicht des Netzes, indem man das Netz von vorn herein als undurchlässig annimmt, so erhält man ein zu großes Netzgewicht (folglich concave Krümmung des Taues). Vernachlässigt man dagegen bei Normirung des Netzgewichtes den Unterschied in der Form der Oberflächen von Netz und Tau (das Tau findet wegen seiner Rundung offenbar einen relativ geringeren Widerstand als das hohle Netz), so erhält man ein zu geringes Netzgewicht (folglich convexe Krümmung des Taues). Wenn diese beiden Fehler sich auch nicht gerade aufheben werden (der erstere ist wahrscheinlich größer), so vermindern sie sich doch gegenseitig, und wenn man in f die ganze Netzöffnung aufnimmt, so wird man das Gewicht von $\frac{f}{d}$ Meter Tau als das Minimalgewicht des Netzes betrachten und sicher sein dürfen, durch jede Erhöhung dieses Gewichtes eine concave Krümmung des Taues hervorzurufen.

[1] Durch Überlastung des Netzes wird die Tiefe, in der es schwebt, aus zwei Gründen vergrößert: erstens wird der Einfallswinkel durch die Vermehrung der Masse größer, und zweitens senkt sich das Netz durch die concave Krümmung des Taues (Fig. 10); so ist die Tiefe größer als l mal dem Sinus des durch die Überlastung vergrößerten Einfallswinkels.

biologischen Problems: einstweilen dürften wohl kaum Probleme existiren, zu deren Lösung eine Maximaldicke der Tiefenschicht von 10% der Taulänge zu hoch gegriffen wäre.

Während man es in der Hand hat, Netzgewicht und Beschaffenheit des Taues beliebig zu variiren, so ist die Fahrgeschwindigkeit von vorn herein gegeben; denn die Erfahrung lehrt, dass dieselbe einen gewissen Betrag nicht übersteigen darf, ohne die ins Netz gerathenen Thiere zu beschädigen; nach meinen bisherigen Versuchen hat man eine Normalgeschwindigkeit von 10—12 m in der Minute ($^1/_2$—$^3/_4$ km in der Stunde) einzuhalten.

Wenn man Netz und Tau so wählt, dass bei dieser Geschwindigkeit der Einfallswinkel nicht kleiner als 65° wird, so bleibt die Dicke der Tiefenschicht unter 10% der Taulänge, da $l - l \,.\, \sin 65° = l \,.\, 0{,}09$ ist (vgl. oben 5).

Versuche mit einem 10—12 mm dicken Hanftau ergaben, dass ein Einfallswinkel von 65° sich nicht erreichen ließ, auch wenn das Netz überlastet wurde. Da nun eine noch stärkere Belastung des Netzes die Haltbarkeit des Taues vielleicht auf eine zu harte Probe gestellt hätte, und ein beträchtlich dickeres Tau unbequem gewesen wäre, so blieb uns nur übrig, das specifische Gewicht des Taues zu erhöhen, und so wurde ein Tau aus Stahldraht von 8 mm Dicke angeschafft[1].

Da dasselbe sich ohne Netz unter einem Einfallswinkel von 65—70° einstellte, selbst wenn die Fahrgeschwindigkeit noch über normal war, so wäre es unnöthig gewesen, das Schließnetz zu überlasten, wenn nicht die Absicht bestanden hätte, an dem Schließnetz ein größeres offenes Netz zu befestigen, und wenn nicht andererseits die große Festigkeit des Stahltaues es erlaubt hätte, durch Überlastung des Netzes den Einfallswinkel noch zu vergrößern.

Das unten zu beschreibende Flügelschließnetz bietet dem Wasser eine Widerstandsfläche von etwa 0,33 qm dar und das daran befestigte offene Netz eine solche von 0,65 qm, so dass die ganze Widerstandsfläche fast 1 qm beträgt; nach 4) (pag. 309) müssten beide Netze zusammen also ein Minimalgewicht von nahezu 125 m Stahltau, d. h. von 25 kg haben; dasselbe wurde indess durch das Gewicht P (Taf. 13 Fig. 1) aufs Doppelte erhöht. Beim Fischen mit diesen

[1] Das Drahtseil wurde von Felten & Guilleaume in Mülheim a/Rhein bezogen; es ist aus 60 Drähten von 0,6 mm Dicke und 7 Hanfseelen zusammengedreht, hat eine Länge von 1000 m, eine Bruchfestigkeit von 1800 kg und ein Gewicht von 200 kg.

Netzen, aufgehängt an dem Stahltau von 8 mm Durchmesser, wurde bei Einhaltung der Normalgeschwindigkeit der Einfallswinkel niemals kleiner als 65°, ließ sich sogar auf 70° halten, und die Dicke der durchfischten Tiefenschicht blieb demnach unter 10% der Taulänge[1].

Um sicher zu sein, dass diese Dicke der Tiefenschicht nicht überschritten wird, hat man nun beim Fischen mit unseren Apparaten auf nichts weiter zu achten, als darauf, dass die Fahrgeschwindigkeit nicht über 10—12 m in der Minute steigt.

2. Beschreibung des Flügel- und des Fall-Schliefsnetzes[2].

(Taf. 13.)

Der wesentlichste Bestandtheil des Apparates ist der Rahmen der Netzöffnung (Fig. 1, 5, 6). Er besteht aus 2 Mittel- und 4 Seitenstücken, die durch 6 Gelenke mit einander verbunden sind. Ist der Rahmen offen (Fig. 1), so bildet er etwa ein Quadrat, dessen 4 Seiten von den Seitenstücken (*Lo*, *Lo'*, *Lu*, *Lu'*) und dessen obere und untere Ecke von den beiden Mittelstücken (*Mo*, *Mu*) eingenommen werden; ist er geschlossen (Fig. 5, 6, 8), so legen sich die 3 oberen Stücke (*Mo*, *Lo*, *Lo'*) gegen die unteren (*Mu*, *Lu*, *Lu'*); um den Verschluss möglichst zu dichten, ist auf der oberen Seite

---

[1] Da das Drahtseil noch eine viel höhere Belastung verträgt, so ließe sich die Dicke der Schicht durch weitere Überlastung des Netzes noch verkleinern.

[2] Eine Reihe von horizontal fischenden Schließnetzen, eröffnet durch das Palumbo'sche Netz, mit welchem G. Chierchia i. J. 1884 die pelagische Tiefenfauna des Großen Oceans untersuchte, steht heute den Biologen zur Verfügung, so das nach demselben Princip wie jenes von Petersen und Chun construirte Netz, das des Fürsten von Monaco, das von A. Agassiz angewendete Tanner'sche Netz und das sinnreich erdachte Netz Hoyle's. Eine kritische Besprechung dieser Apparate würde hier zu weit führen und dem Leser ohne Abbildungen auch schwer verständlich werden; so weit ich urtheilen kann, haften ihnen Mängel an in der Begrenztheit der Öffnungsdauer, in der Complicirtheit der Construction etc., die ich bei dem oben zu beschreibenden Netz zu vermeiden gesucht habe. Dasselbe weist nicht eben principiell Neues auf, und man wird finden, dass es in der Beweglichkeit des Netzrahmens und darin, dass der Widerstand des Wassers zum Öffnen des Rahmens benutzt wird, einige Ähnlichkeit mit dem Netz Palumbo's zeigt; auch das Fallgewicht ist bei Schließnetzen und anderen Tiefseeapparaten oft angewendet worden; aber in der Art und Weise, wie diese und andere Kunstgriffe modificirt und combinirt sind, dürfte doch die Berechtigung liegen, das Netz als »ein neues Schließnetz« zu bezeichnen.

der beiden unteren Seitenstücke eine Längsleiste (Fig. 1, 2 *C*) angebracht, welche sich in eine entsprechende Rinne (*R*) an der Unterseite der oberen Seitenstücke einfügt (Fig. 2). Damit nun das Öffnen und Schließen des Rahmens sicher vor sich gehe, so ist eine Führung für seine Bewegungen in der Weise hergestellt, dass die beiden Mittelstücke durchbohrt und mit ihren vierkantigen Löchern auf einen vierkantigen Stab (Fig. 1, 3—8 *Sv*) geschoben sind; stellt man den letzteren vertical, so öffnet sich der Rahmen von selber, sofern man das obere Mittelstück fixirt (Fig. 1), und er schließt sich von selber, wenn man das untere Mittelstück fixirt (Fig. 5, 6). In den 3 Phasen, welche der Apparat während des Gebrauches durchläuft, hat der Rahmen nun je eine verschiedene Lage und Form: beim Hinablassen wird *Mo* am oberen Theile von *Sv* fixirt, und *Mu* gegen *Mo* gedrückt (obere geschlossene Lage des Rahmens, Fig. 6); während des Fischens in horizontaler Richtung bleibt *Mo* fixirt, *Mu* dagegen wird freigegeben und gleitet an *Sv* hinab (mittlere offene Lage des Rahmens, Fig. 1); während des Aufholens endlich ist *Mu* unten an *Sv* fixirt und *Mo* ist freigegeben, so dass es an *Sv* hinabgeglitten ist und auf *Mu* liegt (untere geschlossene Lage des Rahmens, Fig. 5).

Die obere geschlossene Lage des Rahmens beim Hinablassen kann man nun auf zweierlei Art herstellen und so zwei verschiedene Formen des Schließnetzes construiren, die ich nach einander als Flügelschließnetz und als Fallschließnetz beschreiben will. Wenn nämlich der beschriebene Netzrahmen mit dem vertical gestellten Stabe (*Sv*), auf dem er gleitet, in continuirlicher und genügend schneller Bewegung durch das Wasser fällt, so muss der untere Theil des Netzrahmens durch den Widerstand des Wassers gegen den oberen Theil gedrückt werden, also, wenn *Mo* fixirt wird, der Rahmen geschlossen bleiben; um dem Widerstand des Wassers hierbei eine größere Angriffsfläche zu bieten, kann man die beiden unteren Seitenstücke (*Lu*, *Lu'*) in horizontaler Richtung beliebig verbreitern. Lässt man also den Apparat unter dem Einfluss der Schwerkraft ungehindert durch das Wasser fallen, so ist eine besondere Vorrichtung zum Verschluss bei der ersten Phase des Gebrauchs überflüssig, und es ist nur nöthig, durch Vorrichtungen zu verhindern, dass der Fall des Apparates Unterbrechungen erleidet, während welcher der Rahmen sich öffnen müsste. Zieht man dagegen vor, während des Hinablassens den Rahmen nicht durch den freien Fall des Netzes, sondern durch besondere Einrichtungen zu verschließen, so ist man genöthigt, den Verschluss, nachdem das

Netz unten angelangt ist, aufzuheben, und dazu sollen die beiden flügelförmigen Hebel (Fig. 1, 5, 6 *F*) dienen, nach welchen das nunmehr zu beschreibende Schließnetz benannt ist.

Das Flügelschließnetz (Fig. 1, 5, 6). Ich beschreibe den Apparat in der Lage, die er während seines ganzen Gebrauches einnimmt und in welcher der erwähnte Stab *Sv* vertical steht, und bezeichne die Seite des Apparates, an der sich der Rahmen befindet, als die vordere, die entgegengesetzte, an welcher das eigentliche Netz (*N*) angebracht ist, als die hintere. In fester Verbindung mit *Sv* stehen 2 andere Stäbe (Fig. 1 *So*, *Su*), die von *Sv* in horizontaler Richtung und unter rechtem Winkel nach hinten abgehen. An der Vorderseite von *Sv* befindet sich da, wo *So* mit *Sv* verbunden ist, eine vorspringende Kante (Fig. 1, 5—8 *Ka*), auf welche das obere Ende einer geraden Feder (Fig. 1, 5—8 *El*) geschoben werden kann, deren unteres Ende an *Mo* angeschraubt ist. Aus Fig. 1 ist ersichtlich, dass *Mo* sich weder nach oben noch nach unten bewegen kann, so lange das obere, keilförmige Ende der Feder über die erwähnte Kante (*Ka*) geschoben ist, dass aber, sobald die Feder von der Kante abgeschoben wird, *Mo* hinuntergleiten kann. Um die Feder nun abzuschieben, wird von oben her ein Keil (Fig. 1, 7 *Ke*) zwischen Feder und *Sv* gedrängt; dieser Keil steht mit einem horizontalen Ringe (*Ri*) in Verbindung, durch welchen das Tau geht und auf welchen das später zu erwähnende Fallgewicht hinabfällt. Durch diese Vorrichtung kann also das Fallgewicht das Stück *Mo* aus seiner fixirten Lage befreien und der vorher geöffnete Rahmen in die untere geschlossene Lage (Fig. 5) gebracht werden.

Von der Vorderseite von *Mu* sieht man in Fig. 1 und 5 (vgl. auch 7, 8) einen runden Stab (*Sm*) herabhängen; derselbe kann um seine obere Spitze von vorn nach hinten pendeln und trägt nicht weit über seinem unteren Ende einen Knopf (*Kn*), welcher auf eine kleine, an *Sv* befestigte Gabel (*G*) gestützt werden kann (Fig. 4, 6). Der Knopf wird in solcher Entfernung vom oberen Ende des Stabes angeschraubt, dass *Mu* gegen *Mo* hinaufgedrückt wird, sobald man ihn über die Gabel schiebt. Damit nun der Knopf nicht allzu leicht von der Gabel herabgleitet, ist diese unter spitzem Winkel an *Sv* befestigt, so dass der Knopf die Neigung hat, auf der Gabel gegen *Sv* hinzugleiten.

Der Netzrahmen öffnet sich durch das Hinabgleiten von *Mu*, sobald der Stab *Sm* so weit von *Sv* abrückt, dass der Knopf (*Kn*) über das freie Ende der Gabel hinausgedrängt wird. Das geschieht

nun durch die beiden zweiarmigen Hebel, welche in Fig. 4. 5. 6 zu beiden Seiten des unteren Theiles von *Sc* gezeichnet sind. Dieselben drehen sich um eine kurze verticale Achse (*A*); ihr kurzer Arm (*St*) ist ein kleiner Stift, der oberhalb jener Gabel zwischen *Sm* und *Sc* gelegt werden kann; ihr längerer Arm (*F*) ist flügelförmig und die Fläche der Flügel steht vertical (mit geringer Drehung der Vorderfläche nach oben zu); wenn man die beiden Stifte (*St*) zwischen *Sm* und *Sc* legt, so stehen die Flügel nach beiden Seiten derart ab, dass ihre Flächen in die Ebene der Rahmenöffnung fallen (Fig. 6); drückt man gegen die Vorderfläche der Flügel, so dass dieselben sich nach hinten zu drehen, dann drängen die beiden Stifte den Stab *Sm* von *Sc* ab, und der Knopf (*Kn*) wird über das Ende der Gabel (*G*) hinausgeschoben; alsdann öffnet sich der Rahmen (Fig. 1).

Ganz am unteren Ende des Stabes *Sc* ist ein Gewicht (Fig. 1 *P*) befestigt.

Über *So* und unter *Su* ist in dem Winkel, den diese Horizontalstäbe mit *Sc* bilden, eine Platte (Fig. 1 *Di*) befestigt, welche dazu dient, den Apparat beim Fischen in der richtigen Lage zu erhalten.

Das Netz (Fig. 1 *N*) direct an den beschriebenen Rahmen anzubringen, schien nicht geeignet, weil die veränderliche Form des letzteren nicht erlaubte, das Netz so zu befestigen, dass es sich fest um den Rahmen schloss und zugleich mit Leichtigkeit an- und abzuknüpfen war. So wurde ein Mittelstück nöthig. Dasselbe (Fig. 1 *Kg*) ist ein Metallgefäß von der Form eines abgestutzten Kegels; seine vordere kleinere Öffnung ist mit dem Rahmen durch einen Gaze-Mantel verbunden, welcher um den Rand der Kegelöffnung durch einen Strick befestigt, an die Hinterseite der Stücke des Rahmens aber angenäht ist (durch die Vermittlung von Leisten, welche von Löchern durchbohrt sind und nicht bloß an der Hinterseite der Seitenstücke (*Lo Lo'*, *Lu Lu'*) des Rahmens entlang laufen, sondern auch über die hintere Fläche der beiden Mittelstücke bis zu gegenseitiger Berührung verlängert sind, Fig. 3). Um den hinteren Rand des Kegels wird das Gaze-Netz (*N*) gebunden, welches in der Mitte ausgebaucht ist, um durch Vergrößerung seiner Fläche die Gefahr der Verstopfung seiner Poren zu verringern. Den Zweck, das Netz bequem an- und abknüpfen zu können, hätte statt des kegelförmigen Metallgefäßes auch ein bloßer Ring erfüllt: in dem Inneren des Kegels konnte jedoch noch eine Klappe angebracht werden, welche das Entweichen flinkerer Thiere verhindern soll

während der Zeit, welche zwischen dem Aufhören der horizontalen Bewegung des Netzes und dem endgültigen Verschlusse des Rahmens vergeht. Dazu ist oben in dem Halse des Kegels eine runde, dünne Metallplatte eingelenkt, welche sich nur nach hinten emporheben kann, die Öffnung aber vollkommen schließt, sobald sie herabhängt oder etwa von der Strömung des Wassers von hinten her getroffen wird. Der Hals des Kegels steckt in einem Ringe (Fig. 1 *Rg*), der an den horizontalen Stäben *So* und *Su* oben und unten durch die Stäbe *Spo* und *Spu* befestigt ist; wenn der Apparat heraufkommt, so lässt sich der Kegel mit dem daran hängenden Netz leicht aus dem Ringe herausnehmen, da derselbe aus zwei durch ein Charnier verbundenen Hälften besteht.

Das erwähnte Fallgewicht (Fig. 9) besteht ebenfalls aus zwei beweglich verbundenen Hälften und braucht daher erst kurz bevor es hinabgeschickt werden soll, um das Tau gelegt zu werden.

Der ganze Apparat wiegt etwa 43 kg; *Sv* ist 1 m lang, sein Querschnitt ein Quadrat von 27 mm; die Seitenstücke des Rahmens sind 50 cm lang; der Kegel (*Kg*) hat vorn einen Durchmesser von 17, hinten von 30 cm; die Flügel sind 25 cm, die Stäbe *So* und *Su* 40 cm lang; die übrigen Maße lassen sich leicht aus der Fig. 1 abnehmen. Der ganze Apparat ist aus Messing hergestellt, bis auf die Stahlfeder *El* und das gusseiserne Gewicht *P*. Seine Stücke sind durch Schrauben so verbunden, dass sie leicht aus einander genommen werden können.

Das Fallschließnetz. Da die Proben mit dem Flügelnetz zu vollständiger Zufriedenheit ausfielen, so wurde einstweilen darauf verzichtet, ein Fallschließnetz herzustellen. Dasselbe würde, wie aus dem pag. 313 Gesagten hervorgeht, von diesem sich dadurch unterscheiden, dass der Stab *Sm*, die Gabel *G* und die Flügelhebel in Wegfall kämen, und dass somit seine Construction noch einfacher wäre als die des Flügelnetzes. Um nun zu erreichen, dass der Apparat in ganz gleichmäßiger Bewegung in die Tiefe glitte, und nicht durch Ungleichmäßigkeiten oder Stockungen ein vorzeitiges, wenn auch vorübergehendes Öffnen des Rahmens einträte, würde es nicht genügen, den Apparat an dem Tau etwa vermittelst einer Winde hinabzulassen. Denn einmal könnten dabei solche Ungleichmäßigkeiten durch allerlei Zufälligkeiten hervorgerufen werden, sicher aber durch stärkere Wellen, die das Schiff heben und senken, und bei der Hebung sehr wohl das Hinabgleiten des Netzes vorübergehend sistiren, vielleicht sogar das Netz mit heben könnten. Daher

ist es erforderlich, dass man (in der Weise wie es der Fürst von Monaco mit seinem Netze macht) das Tau mit einem entsprechenden Gewicht bei stehendem Schiff in die gewünschte Tiefe ablässt und dann den Apparat frei an dem Tau hinabfahren lässt. Dann muss seine Bewegung gleichmäßig (im Anfang natürlich gleichmäßig beschleunigt) sein und zugleich schnell genug, um den unteren Theil des Netzrahmens mit den am Vorderrande von *Lu* und *Lu'* zur Verbreiterung der Angriffsfläche anzubringenden Metallplatten fest gegen den oberen Theil des Rahmens zu drücken. Es ist mir sogar wahrscheinlich, dass man diese Metallplatten recht breit nehmen muss, um damit eine Art Fallschirm herzustellen und so die Fallbewegung zu verlangsamen; andernfalls könnten Zeug und Nähte reißen. Die beiden Ösen zur Führung des Apparates am Tau sind am oberen und unteren Theile von *Sv* anzubringen und müssen wenigstens an zwei Seiten rollende Wände haben; ihre Vorderwand muss sich entfernen lassen, damit das Netz von jeder Stelle des Taues aus abgelassen werden kann. Endlich würde auch eine kleine Änderung an der durch das Fallgewicht bewirkten Auslösung des Verschlusses des Rahmens nöthig werden.

Bei den Versuchen mit dem Flügelnetz ereignete es sich gelegentlich, dass wir den Ort nicht ganz genau bestimmten, geringere Tiefe unter uns hatten, als wir meinten, und dass das Netz auf den Grund stieß, ehe es die Tiefe erreicht hatte, in der wir zu fischen vorhatten. Wenn nun solche Unfälle den Apparat in seiner Function auch keineswegs störten, so wird man natürlich das Aufstoßen auf den Grund vermeiden wollen und wird, besonders wo man keine genauen Tiefenkarten und Mittel zur Ortsbestimmung zur Hand hat, darauf angewiesen sein, jedes Mal vor dem Fischen zu lothen. Bei Anwendung des Fallschließnetzes würde diese Nothwendigkeit wegfallen, da das zunächst abgelassene Gewicht als Loth dienen kann. — Ein anderer Vorzug des Fallnetzes vor dem Flügelnetz würde darin bestehen, dass ein vorzeitiges Öffnen des Rahmens während des Hinablassens noch unwahrscheinlicher ist.

Ob diese Vorzüge, zu denen auch die etwas einfachere Construction käme, etwa durch andere Nachtheile aufgewogen werden, möchte sich erst durch den Versuch herausstellen.

3. Gebrauch des Flügelschliefsnetzes.

Der Apparat wird mit dem oberen Ende (*Oe*) des verticalen Stabes (*Sv*) am Tau befestigt; *Mo* wird so weit nach oben geschoben, dass *El* über *Ka* greift; *Kn* wird auf *G* gestützt, nachdem die Flügel nach vorwärts gedreht und die Stifte (*St*) zwischen *Sm* und *So* gebracht sind; der Netzrahmen ist dann in seiner oberen Lage geschlossen. Inzwischen ist das Schiff zum Stehen gebracht, und der Apparat kann hinabgelassen werden. Da die Flächen der Flügel (*F*) nicht genau vertical stehen, sondern ihre hintere Fläche ein wenig nach unten gedreht ist, so werden die Flügel durch den Gegenstrom des Wassers beim Hinablassen etwas nach vorn zu gedrückt und so in ihrer Lage erhalten; auch ist die Reibung von *Kn* auf seiner schrägen Unterlage (*G*) groß genug, um zu verhindern, dass die Flügel etwa vorzeitig nach hinten klappen. Einige Gefahr, dass dies dennoch geschieht, könnte man bei bewegter See für den Moment befürchten, wo der Apparat ins Wasser taucht; denn wenn eine kräftige Welle von vorn gegen die Flügel schlägt, so müssen dieselben ohne Zweifel nach hinten gedreht werden und der Rahmen sich öffnen. Indessen ist diese Gefahr leicht zu vermeiden; denn wenn man den Apparat in derjenigen Lage ins Wasser bringt, in welcher er später beim Fischen hängen muss, d. h. mit der Netzöffnung dem Schiffe zugekehrt, so treffen die Wellen ihn stets von hinten, weil das Schiff, sich selbst überlassen, sich mit dem Hintertheil, von wo das Netz abgelassen wird, gegen den Wind legt. Ist das Netz einmal unter Wasser, so könnte eine vorzeitige Drehung der Flügel höchstens durch den Anprall größerer Thiere verursacht werden. — Hat das Netz die untere Grenze der zu durchfischenden Zone erreicht, so wird das Schiff in langsame Bewegung gesetzt; das Netz wird zunächst gehoben und zugleich vorwärts gezogen; dabei fällt es so zu sagen auf seine Flügel, und diese drehen sich unter dem Gegendruck des Wassers nach hinten; da sie zwei im Vergleich zu den Stiften (*St*) lange Hebelarme bilden und dem Wasser eine breite Fläche bieten, so drücken die Stifte auch bei starker Reibung den Stab *Sm* von *Sv* ab: der Knopf (*Kn*) wird über die Gabel hinausgeschoben, und der untere Theil des Netzrahmens gleitet nach unten. Während man nun darauf achtet, dass das Schiff eine Geschwindigkeit von 10—12 m in der Minute einhält, fischt man beliebig lange, bringt dann das Schiff zum Stehen und wartet, bis das Tau wieder ungefähr vertical hängt. Das Netz beschreibt während des Fischens eine Curve, indem es zunächst von

seinem tiefsten Punkte aus schräg emporsteigt, dann sich etwa horizontal an der oberen Grenze der durchfischten Zone entlang bewegt und endlich wieder zu dem tiefsten Punkte hinabsinkt. Während dieser letzten Periode ist seine Bewegung langsam und sie hört schließlich nach und nach ganz auf; so besteht die Gefahr, dass die flinkeren unter den gefangenen Thieren aus dem Netze entwischen; daher die oben beschriebene Klappe in dem Kegel (*Kg*). — Hängt das Tau so weit vertical, dass man ein ungehindertes Herabgleiten des Fallgewichtes erwarten darf, so wird dies auf das Tau geschoben und losgelassen; da man noch bei 100 m den Ruck, mit dem es aufschlägt, an dem Tau deutlich verspürt, so kann man seine Fallzeit auch für größere Tiefen abschätzen. Durch seinen Aufschlag schiebt es *El* von *Ka* ab, und *Mo* mit *Lo* und *Lo'* sinkt auf *Mu* mit *Lu* und *Lu'* hinab; der so bewirkte Verschluss des Netzes wird während des Aufholens durch den Gegendruck des Wassers gesichert.

Ich glaube nicht, dass die eben gegebene Darstellung von dem Verhalten des Netzes und seiner Theile, während sich dasselbe unter Wasser befindet, irrig ist, denn sie beruht zum großen Theile auf Beobachtung. Ehe das Netz in den angegebenen Dimensionen von unserem Ingenieur, Herrn Winterhalter[1], ausgeführt wurde, hatte ich ein kleineres (etwa halb so großes) Modell herstellen lassen und dessen Verhalten bei Auf-, Ab- und Horinzontalbewegung in dem großen Bassin des Aquariums beobachtet; und der Anwendung des nach diesem Modell gearbeiteten größeren Netzes gingen ebenfalls Beobachtungen über die Wirkungsweise des Verschluss- und Öffnungsapparates voraus, die man in dem durchsichtigen Wasser des Golfes an windstillen Tagen bequem machen kann. Auf Grund dieser Beobachtungen habe ich die Gewissheit erlangt, dass das Netz geschlossen (in der oberen Lage des Rahmens) hinabgeht und dass es

[1] Bei dieser Ausführung brachte Herr Winterhalter an dem ursprünglichen Modell mehrere Veränderungen an, die als entschiedene Verbesserungen zu bezeichnen sind; so erleichterte er das Herausheben des Metallgefäßes (*Kg*) aus dem Ringe (*Rg*), ersetzte durch die Gabel (*G*), auf welcher der Knopf des Stabes *Sm* ruht, ein Loch im Stabe *Sv*, in das ich die umgebogene Spitze des Stabes *Sm* gesteckt hatte, und construirte an Stelle des gebräuchlichen Hebels, durch welchen ich das Herabfallen von *Mo* bewirkt hatte, die oben beschriebene Federvorrichtung, deren sehr viel größere Zuverlässigkeit besonders da zu Tage trat, wo der Apparat auf den Grund gestoßen war, ohne dass der Rahmen sich dabei geschlossen hätte.

sich unmittelbar, nachdem das Schiff sich in Bewegung gesetzt, öffnet; dass das Fallgewicht den Verschluss prompt auslöst, schließe ich nicht bloß aus der Thatsache, dass das Netz stets geschlossen (in der unteren Lage des Rahmens) heraufkam, sondern dass wir den Ring (*Ri*), auf den es fällt, und das Gestell, auf dem der Ring ruht, verstärken mussten, weil es beim ersten Versuch (200 m Tiefe) durch die Wucht des Falles ganz verbogen wurde.

Die Zahl der mit dem Flügelnetz in seiner endgültigen Form gemachten Fänge ist bisher noch nicht groß, aber groß genug, um zu beweisen, dass dasselbe einen zuverlässigen Apparat zur Untersuchung der oben angedeuteten und verwandter Probleme abzugeben vermag; als solcher sei es den Biologen empfohlen.

4. Über ein automatisches Schliefsnetz.

Da ich im Vorhergehenden von einem, wie mir scheint, gelungenen Versuch, ein befriedigendes Schließnetz zu construiren, berichten konnte, so sei es mir nunmehr auch erlaubt, von einem misslungenen zu reden. Schon weil er der Zoologischen Station weit mehr Opfer an Arbeit und Geld als jener gekostet hat, möchte seine Erwähnung nicht überflüssig sein, denn sie könnte dazu dienen, Anderen solche Opfer zu ersparen.

Das Ideal eines Schließnetzes ist ein Apparat, dessen Thätigkeit eine Function der Tiefe ist, d. h. der ohne weiteres Zuthun anderer Kräfte (wie Wasserströmung, Fallgewichte) dann offen ist, wenn er in einer bestimmten Tiefe sich befindet, und außerhalb derselben geschlossen. Die einzige verwendbare Kraft, die sich proportional mit der Tiefe ändert, ist der Druck des über dem Apparat befindlichen Wassers, und seit der Mitte der achtziger Jahre habe ich mich mit dem Problem beschäftigt, diese Kraft für ein Schließnetz in der Weise auszunützen, dass dasselbe ober- und unterhalb einer beliebigen Tiefenschicht, also unter dem Minimum und über dem Maximum eines beliebigen Druckes sich schlösse, innerhalb der Schicht aber und der ihr entsprechenden Druckgrenzen offen stünde. Ich sah bald ein, dass dies technische Problem nur von einem Fachmann gelöst werden konnte und die Herstellung des Apparates mit nicht unbeträchtlichen Kosten verknüpft sein würde. Es vergingen Jahre, ehe die Kosten bewilligt werden konnten und ehe sich ein Fachmann fand, der geneigt war, sich mit der Sache eingehend zu beschäftigen, und es vergingen wiederum Jahre, bis der Apparat (im Sommer 1892)

in Neapel eintraf und nach Fertigstellung einiger Vorrichtungen an unserem Dampfer, die sein unerwartet hohes Gewicht (215 kg) nöthig machte (drehbarer Krahn, Dampfwinde mit Zahnradübertragung), probirt werden konnte.

Die Construction dieses automatischen Schließnetzes, welche zunächst von meinem Freunde, Ingenieur A. von Firsoff, in Angriff genommen, dann von Prof. E. Brauer, damals in Darmstadt, entworfen und in der Maschinenfabrik von C. Hoppe in Berlin ausgeführt wurde, ist im Wesentlichen folgende. Das Hauptstück ist ein flaschenförmiger Cylinder, in dessen Halse sich ein Stempel bewegt; in dem Halse liegt um den Stempel eine Stopfbüchse, um den Eintritt von Wasser in den Cylinder zu verhindern. Der Druck des Wassers treibt den Stempel in den Cylinder, und damit dies allmählich, in Proportion mit der zunehmenden Tiefe, geschieht, wird die Bewegung des Stempels regulirt durch zwei große, flach gekrümmte Federn: in der Mitte der einen Feder ist das freie Ende des Stempels, in der Mitte der anderen das geschlossene Ende des Cylinders befestigt; da die Enden der einen Feder mit denen der anderen jederseits durch ein Zwischenstück verbunden sind, so müssen die Mitten der Federn sich gegen einander biegen, sobald der Stempel durch den Wasserdruck in den Cylinder getrieben wird. Die Mitten der Federn nähern sich einander nun um so mehr, ein je stärkerer Druck auf Stempel und Cylinder einwirkt, d. h. in je größere Tiefe der Apparat sinkt. Der Weg, den die Mitte der Federn dabei macht, überträgt sich auf einen Hebel und wird durch ihn verdoppelt; das freie Ende des Hebels ist mit einer Vorrichtung in Verbindung gebracht, die sich auf 5 verschiedene Tiefenschichten (bis zu 1600 m) einstellen lässt und bewirkt, dass der Netzrahmen sich an der oberen Grenze jener Tiefenschicht plötzlich öffnet, an der unteren plötzlich schließt.

Die Erwartung, in diesem Apparat ein befriedigend functionirendes automatisches Schließnetz zu erhalten, wurde schon während seiner Herstellung ein wenig gedämpft dadurch, dass die in Aussicht genommene Dicke der einzelnen Tiefenschichten (200—400, 400—600, 600—800, 800—1200, 1200—1600 m) verhältnismäßig groß war, und sie wurde noch mehr durch die Mittheilung getrübt, die in der Fabrik angestellten Versuche hätten ergeben, dass das Öffnen und Schließen unter abnehmendem Druck nicht bei der gleichen Belastung erfolgte, als es unter zunehmendem Druck eingetreten war. Der Rahmen musste sich also beim Heraufholen des Apparates in anderer

Tiefe öffnen und schließen als beim Hinablassen; dadurch aber vermehrte sich der Querschnitt der 5 Tiefenschichten so weit (140—420, 290—615, 460—820, 640—1240, 1040—1600 m), dass die Schichten in einander übergingen und der Apparat nur noch für die 1., 3. und 5. zu brauchen war.

Aber auch diese beschränkte Anwendbarkeit sollte sich als unmöglich herausstellen. Schon bei den Versuchen auf dem Trocknen hatte die Reibung in der Stopfbüchse die erwähnte Verzögerung in der Bewegung des Cylinders verursacht; bei den Versuchen im Wasser ergab sich noch obendrein, dass die Stopfbüchse keineswegs im Stande war, das Eindringen von Wasser zu verhindern: schon bei dem ersten Versuch in 300 m Tiefe füllte der Cylinder sich vollständig, ohne dass der Stempel die geringste Bewegung gemacht hatte.

Nun wäre es ja möglich gewesen, durch festeres Anziehen des Lederringes das Eindringen von Wasser zu verhindern; aber die dadurch verursachten Änderungen des Reibungswiderstandes mussten nothwendig zu einer weiteren Verschiebung des Momentes der Öffnung und Schließung führen. Und selbst wenn es einmal gelang, eine ausreichende Dichtung einzurichten und die Bewegung des Cylinders bei derselben festzustellen, so mussten doch die im Laufe der Zeit von selbst und die durch den Gebrauch eintretenden Veränderungen in dem Leder der Dichtungsmanschette oder selbst in dem Schmieröle Änderungen in der Reibung und damit ganz uncontrollirbare Verschiebungen in dem Beginne und der Dauer der Öffnung des Netzes hervorrufen. Ein zuverlässiges Functioniren war also von dem Apparat nicht zu erwarten.

So mussten diese wegen der Schwere des Apparates sehr mühseligen Versuche als aussichtslos aufgegeben werden. Indessen erscheint mir die Verwendung des Wasserdrucks zum Öffnen und Schließen eines Tiefennetzes immer noch als möglich. Ich hatte anfänglich die Absicht, den Wasserdruck nicht auf einen in einem Cylinder beweglichen Stempel wirken zu lassen, sondern auf einen elastischen Hohlkörper, etwa ein gekrümmtes Rohr mit ungleich dicken Wänden; hierbei wären die aus Dichtung und Reibung sich ergebenden Schwierigkeiten zwar ausgeschlossen, aber ob dieser Plan nicht auf andere Schwierigkeiten stoßen würde (z. B. von stärkerem Druck hervorgerufene Änderungen in der Elasticität des Rohrs), vermag ich freilich nicht zu beurtheilen.

Während Prof. Brauer sich im Auftrage der Z. Station bereits

mit der Construction des automatischen Schließnetzes beschäftigte. erschien[1] die Beschreibung eines »nouveau filet pélagique à fonctionnement automatique« von C. Viguier, dem Director der Zoolog. Station in Algier, welches auf der gleichen Idee von der Verwendung des Wasserdrucks beruht. Viguier lässt in diesem von ihm zunächst nur projectirten Apparat den Wasserdruck auf ein Manometer wirken, dessen Zeiger bei gewissem Druck einen electrischen Strom herstellt, durch den das Netz geöffnet, und bei dessen Aufhören es geschlossen wird. Ob Viguier seither den Apparat hat ausführen lassen, ist mir nicht bekannt geworden.

Neapel, im Juni 1893.

Erklärung der Abbildungen

auf Tafel 13.

A Verticale Achsen der beiden die Öffnung des Netzrahmens bewirkenden Flügelhebel.
C Längsleiste auf der oberen Seite von *Lu* und *Lu'*.
Di Platten, durch welche der Apparat beim Fischen in der richtigen Lage erhalten wird.
El Elastische Stahlplatte.
F Flügelförmige Arme der beiden die Öffnung des Netzrahmens bewirkenden Hebel.
Fg Fallgewicht.
G Gabel, zwischen deren Zinken das unter *Kn* befindliche Stück von *Sm* gebracht wird, um *Kn* auf die Gabel zu stützen.
Ka Vordere Kante von *So*.
Ke Keil am unteren Ende der Vorrichtung, auf welche das Fallgewicht aufschlägt.
Kg Kegelförmiges Gefäß; im Inneren des vorn befindlichen Kegelhalses hängt eine kreisrunde Metallplatte herab, die ihn nach hinten zu abschließt.
Kn Knopf am unteren Theile von *Sm*.
Lo Lo' obere, *Lu Lu'* untere Seitenstücke des Netzrahmens.
Mo oberes, *Mu* unteres Mittelstück des Netzrahmens.
N Netz aus Seidengaze.
Oe Öse am oberen Ende von *So*, zur Befestigung des Taues.
P Gewicht am unteren Ende von *Sv*.
R Rinne auf der unteren Seite von *Lo* und *Lo'*.
Ri Ring, auf welchen das Fallgewicht aufschlägt.
Rg Ring, in welchen der Hals von *Kg* eingelegt ist.

---

[1] In: La Nature Paris 18. Année No. 890 21 Juin 1890 pag. 42—44 Fig.

Sm Runder Stab, mit dem oberen Ende an der Vorderseite von *Mo* drehbar befestigt.
So Oberer horizontaler Stab.
Spo Stab, der *Rg* mit *So* verbindet.
Spu Stab, der *Rg* mit *Su* verbindet.
St Kurze Arme der beiden die Öffnung des Netzes bewirkenden Flügelhebel.
Su Unterer horizontaler Stab.
Sv verticaler Stab, auf welchem *Mo* und *Mu* auf und ab gleiten können.

Fig. 1. Flügelschließnetz (halb von vorn) während des Fischens; der Netzrahmen ist offen. *Mo* hängt mit dem keilförmigen Ende von *El* an *Ka*; *Mu* liegt auf dem vorderen Ende von *Su* auf; *Sm* hängt frei herab. — etwa 0,12 natürl. Größe.
Fig. 2. Querschnitt durch die Seitenstücke (*Lo* und *Lu*) des Netzrahmens.
Fig. 3. Das untere Mittelstück (*Mu*) des Rahmens und die beiden damit verbundenen Seitenstücke (*Lu Lu'*) von oben gesehen.
Fig. 4. Der untere Theil des Apparates bei oberer geschlossener Rahmenstellung von vorn gesehen.
Fig. 5 und 6. Schematische Darstellungen der Vorderansicht des Flügelschließnetzes in der oberen (Fig. 6) und unteren (Fig. 5) geschlossenen Lage des Netzrahmens.
Fig. 7. Schematische Seitenansicht des oberen Theiles des Apparates, bei oberer geschlossener Lage des Netzrahmens.
Fig. 8. Oberer Theil des Apparates bei oberer geschlossener Rahmenstellung, von vorn.
Fig. 9. Das Fallgewicht.
Fig. 10. *Aa* Vertical hängendes Tau bei ruhendem Schiff; *a* untere Grenze der vom Netz durchzogenen Tiefenschicht. *Ac* Tau ohne Netz, geradlinig gestreckt; α Einfallswinkel. — Zwischen *Aa* und *Ac* schwebt das mit einem überlasteten Netz beschwerte, also concav gekrümmte Tau *Ab*, und zwar annähernd in der durch die Linie *Ab* angedeuteten Lage und Krümmung. Dicke der durchfischten Tiefenschicht $(ab') < ac'$, d. h. $< Aa - Aa \cdot \sin\alpha$.

Tunicatenstudien.

Von

Prof. A. Korotneff
in Kieff.

Mit Tafel 14—16 und 9 Zincographien.

Diese Studien sollen verschiedene noch dunkle Fragen aus dem Gebiete der Tunicaten behandeln. Für jetzt werde ich mich nur bemühen, etwas Neues über den Keimstock, die Phagocyten und die Embryologie der Salpen zu bringen. Die gegenwärtige Arbeit zerfällt daher in drei Capitel: 1) Knospung des Keimstockes; 2) Phagocytose im Embryo und 3) Studien über die ersten Erscheinungen bei der Entwicklung. Im 1. Capitel versuche ich aus den verschiedenen Angaben, die über diesen Gegenstand bekannt sind, die Wahrheit zu schöpfen, wobei ich mich auf meine eigenen Untersuchungen stütze; im 2. Capitel bemühe ich mich, die Bedeutung der verschiedenen Zellenarten, die im reifen Embryo massenhaft vorkommen, morphologisch und physiologisch zu bestimmen, und endlich im 3. Capitel beschreibe ich einige neue Thatsachen aus der Salpenembryologie, die mir erlauben sollen, mich in der so strittigen Frage, ob eigentlich das Ei oder die es umgebenden follicularen Zellen (Kalymmocyten) den Embryo aufbauen, auszusprechen.

1. Knospung des Keimstockes bei den Salpen.

Indem ich auf die umfangreiche Litteratur über diesen Gegenstand nicht eingehe, werde ich nur die Untersuchungen von Kowalevsky[1], Todaro[2], Salensky[3] und Seeliger[4] erwähnen. Unser

[1] A. Kowalevsky, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Tunicaten. in: Nachr. Ges. Wiss. Göttingen 1868.

[2] F. Todaro, Sopra lo sviluppo e l'anatomia delle Salpe. Roma 1875.

[3] W. Salensky, Über die Knospung der Salpen. in: Morph. Jahrb. 3. Bd. 1877.

[4] O. Seeliger, Die Knospung der Salpen. in: Jena. Zeit. Naturw. 19. Bd. 1886.

hochgeachteter Embryologe Kowalevsky ist der Erste gewesen, der diese Frage streng wissenschaftlich zu betrachten versucht hat: er hat nämlich den Keimstock als aus zwei in einander geschachtelten Röhren (einer ekto- und einer entodermalen) bestehend beschrieben. Im Raume zwischen diesen Röhren liegen an der Bauchseite des Keimstockes der Genitalstrang, an der Rückenseite das Nervenrohr, lateral die zwei Cloakenröhren; die letzteren sind nach der Meinung von Kowalevsky als Auswüchse der Kloake selbst zu betrachten.

Der bekannte italienische Gelehrte Todaro beschreibt den Keimstock als nur aus drei Gebilden zusammengesetzt: 1) aus einer Ausstülpung des Ektoderms, 2) einem darin eingestülpten Auswuchse der Wand der Athemhöhle und 3) einer großen, zwischen jenen beiden befindlichen mesodermalen Zelle, die sich rasch zu einem ganzen Haufen (cumulo primitivo) secundärer Zellen vermehrt. Dieser Haufen umwächst die innere entodermale Röhre und theilt sich in 4 Zellenstränge, die eben so viele Reihen von Knospen bilden. Es entwickeln sich aber nur die Knospen der unteren und der oberen Reihe weiter, während die seitlichen ohne Rest resorbirt werden. Aus dieser Beschreibung ist es klar, dass die untere und obere Reihe der Genitalanlage und dem Nervenrohr entsprechen, während die seitlichen mit den Cloakenröhren von Kowalevsky identisch sind. In Folge dieser sonderbaren Ansicht führt Todaro die Knospung am Stolo auf die Entstehung aller Organe aus einer einzigen mesodermalen Zelle zurück und stellt sie sich als eine veränderte Parthenogenesis vor, während die von Salensky beschriebene embryonale Entwicklung nicht als eine solche, sondern als eine eigene follieuläre Knospung anzusehen ist.

Was die Ansicht von Salensky anbetrifft, so leitet er im Anschluss an Kowalevsky das Entodermrohr von der Wand der Athemhöhle ab, sieht dagegen die Cloacalröhren als Auswüchse des Pericardiums an. Ich möchte noch hinzufügen, dass der Genitalstrang nach Salensky aus dem Elaeoblasten gebildet wird.

Seeliger endlich weicht sehr von Salensky ab, indem er alle Gebilde im Raume zwischen den zwei Röhren vom Mesoderm abstammen lässt, und zwar in folgender Weise: in den genannten Zwischenraum begiebt sich vom Nucleus her eine ganze Menge mesodermaler Zellen, die als eine ununterbrochene Schicht die innere Röhre umhüllen; bald aber theilt sich diese Hülle in Folge der Ausbreitung der inneren entodermalen Röhre in die schon bekannten Stränge.

Die Auseinandersetzung meiner eigenen Ansichten wird beweisen, dass ich in dieser Frage mit keinem von den Beobachtern übereinstimme, am wenigsten aber mit Todaro. Ich habe nichts gesehen, was der großen Zelle ähnlich wäre, die zur Ausbildung der vier Stränge dienen soll, obschon ich dasselbe Object, nämlich *S. pinnata*, untersucht habe; ich habe mich zugleich davon überzeugt, dass bei dieser Salpe die Ausbildung des Keimstockes nichts Besonderes an sich hat. Es lässt sich desswegen vermuthen, dass Todaro die ganze Anlage des Geschlechtsstranges für eine einzige Zelle angenommen hat; diese Vermuthung erscheint um so plausibler, als die erwähnte Geschlechtsanlage im Centrum mit Fettkügelchen erfüllt ist, die leicht bei einer oberflächlichen Betrachtung einen großen Kern vorstellen können. Es mag auch eine andere Erklärung dafür versucht werden: in einem verhältnismäßig späten Moment der Entwicklung verlassen besondere, große Zellen die Placenta und wandern in die untere Abtheilung des Cöloms des Embryos, es kann also wohl sein, wie es auch Brooks[1] meint, dass Todaro gerade eine solche Zelle für den Keim der inneren Organe des Keimstockes angenommen hat. Ich kann nur bestätigen, dass die eben erwähnte große Zelle und die Stränge des Keimstockes gar nichts mit einander zu thun haben. Die Meinung von Todaro, dass die lateralen Knospen obliteriren, ist auch ganz und gar unrichtig.

Kowalevsky hat seinerseits auch Unrecht gehabt, wenn er die peribranchialen (nach ihm cloakalen) Röhren von der Cloake ableitet.

Was Salensky betrifft, so kommen seine Beobachtungen am meisten der Wahrheit nahe, obschon die Entwicklung der Peribranchialröhren aus dem Pericardium einer Berichtigung bedarf. Ich möchte noch hinzufügen, dass Seeliger vollständig Unrecht hat, allen genannten Organen eine mesodermale Entstehung zuzuschreiben.

Ich wende mich jetzt zu meinen eigenen Beobachtungen und fange mit der Behauptung an, dass die Structur eines vollständig entwickelten Stolos auf die Existenz von Gebilden hinweist, die noch kein früherer Beobachter im Salpenstolo gesehen hat: im Keimstocke aller Salpen (ich habe nur *S. virgula* und *costata* nicht untersucht) ist zwischen den zwei beiden Röhren noch ein fünfter Strang zu erkennen (Taf. 15. Fig. 1 und 2 *pcr*). Ferner findet man den Peribranchialröhren angeschmiegt bei *S. fusiformis*[2] besondere zellige

[1] W. Brooks, The Origin of the Organs of *Salpa*. in: J. Hopkins Univ. Circ. Vol. 12. 1893. No. 106.

[2] Bei *S. zonaria* habe ich solche nicht beobachtet.

Gebilde von mesoblastischem Ursprung, deren Bedeutung darin besteht, Muskeln der Salpenknospen zu formiren (Fig. 2 *ms*). Brooks hat sie gesehen und als Muskelröhren bezeichnet, bei *S. fusiformis* sind es aber keine Röhren, sondern solide Körper. Einen ähnlichen Strang haben Salensky und Seeliger im Keimstocke der Pyrosomen beschrieben und als »Pericardialröhren« bezeichnet; indem ich dies adoptire, möchte ich das entsprechende Gebilde bei den Salpen, seiner Form wegen, einen Pericardialstrang nennen. Alle diese Facta unterstützten mich in der Meinung, dass die Entwicklung des Keimstockes nicht genügend bekannt sei.

Man kann die Entwicklung der Organe (Stränge) des Keimstockes nur dann verfolgen, wenn man die Untersuchung an einem Embryo anfängt, an dem das Elaeoblast kaum angedeutet ist; dabei muss man die Anlage der Organe in dessen Tiefe suchen. Es ist nach den Untersuchungen von Salensky und Seeliger wohl bekannt, dass sich zuerst die Genitalanlage absondert. Nach der Abbildung (Taf. 15 Fig. 7), die einen Längsschnitt durch einen jungen Embryo von *S. democratica* darstellt, unterscheiden wir kaum die Grenze, welche als eine quere, auf der Längsachse des Embryos senkrechte Furche das künftige Elaeoblast von dem Körper des Embryos abgrenzt. Das Elaeoblast (*el*) schmiegt sich dem Darmcanale (*D*) an und ist von mesodermalen Elementen (lymphatischen Zellen) umgeben. Gerade nach unten, in nächster Nähe der erwähnten Furchen befindet sich die Genitalanlage, die wie ein bohnenförmiger Körper aussieht (Fig. 7 *g.an*). In einem stärkeren Maßstabe habe ich einen Theil desselben Schnittes in Fig. 3 abgebildet. Wir überzeugen uns davon, dass die Genitalanlage (*g.an*) dem Mesoblaste dicht anliegt, und dass es seine Elemente sind, die sie ausmachen. Das nächste Stadium, in derselben Richtung geschnitten (Fig. 4), giebt uns dasselbe Bild mit dem unwesentlichen Unterschiede, dass die Ektodermfalte mehr in die Tiefe greift, und dass die Genitalanlage bedeutender entwickelt ist, ohne aber ihren Zusammenhang mit dem Mesoblaste zu verlieren. Dasselbe kann auch für die anderen Salpen constatirt werden. Ein etwas späteres Stadium von *S. pinnata*, dessen Längsachse ungefähr 0,45 mm groß ist, besitzt schon ein vom Körper bedeutend abgetrenntes Elaeoblast. Gerade dort nun, wo das Ektoderm der schon erwähnten Furche das Entoderm der Athemhöhle erreicht (Textfigur 1), nämlich in dem Winkel, der auf diese Weise gebildet wird, und unmittelbar sich dem Elaeoblaste anschmiegend, kommt eine Zellenanhäufung vor, die hufeisenförmig aussieht

(die Textfigur zeigt nur die Hälfte). Sie besteht aus zweierlei Elementen: runden mit verhältnismäßig großen Kernen, welche aus lymphatischen Zellen des Elaeoblastes entstanden sind, und anderen länglichen Elementen, die so zu sagen den Boden der ganzen Anhäufung bilden und direct von der Placenta, zwischen Ekto- und Entoderm hineinwandern (kriechen). Diese Anlage des Genitalstranges hat SALENSKY mit Recht aus dem Elaeoblaste abgeleitet, eben so SEELIGER, der sie vom Mesenchym entstehen lässt, da diese Anlage, wie gesagt, einen doppelten Ursprung besitzt.

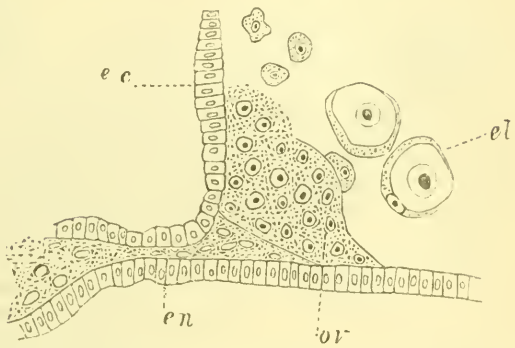


Fig. 1. Anfangsstadium des Stolos von *S. pinnata*. *ec* Ektoderm, *el* Elemente des Elaeoblastes, *en* Entoderm, *ov* Anlage des Genitalstranges.

So lange es sich nur um die Genitalanlage handelt, ist die Entstehung des Keimstockes eine ausschließlich innere; äußerlich, am Embryo ist sie noch gar nicht ausgeprägt. Die Entstehung eines äußeren Keimstockes muss an den Moment geknüpft werden, wenn das Entoderm nach seinem Zusammentreffen mit dem Ektoderm (Textfigur 2) seinerseits wächst, das Ektoderm überwindet und wie einen flachen Hügel nach außen drängt. Mit diesem Zeitpunkte fällt die Entstehung der Peribranchialröhren und des Nervensystems zusammen; ich kann sogar kaum sagen, welches von diesen zwei Gebilden zuerst entsteht (die Peribranchialröhren scheinen dabei doch die Vorhand zu haben). Bei der Entstehung der Peribranchialröhren ist, wie gesagt, der Keimstock als flacher Hügel im Gebiete des Herzens kaum sichtbar, aber schon vorher steht er schief und wird es mit seinem Auswachsen immer mehr und mehr. Die angegebene schiefe Stellung hat einen bedeutenden Einfluss auf die Entstehung der Peribranchialröhren: sie werden zu verschiedenen Momenten angelegt. Vorher muss ich aber bemerken, dass die schiefe Stellung des Keimstockes sich so äußert, dass er mit seiner Längsachse einen spitzen Winkel mit der Längsachse des Embryos bildet. Wenn wir also am Keimstocke vier hypothetische Kanten unterscheiden wollen, die von einander gleich weit entfernt sind, so werden zwei Kanten

wegen der schiefen Stellung des Keimstockes bedeutend kürzer sein, als die zwei andern. Längs der langen Kanten legen sich der eine

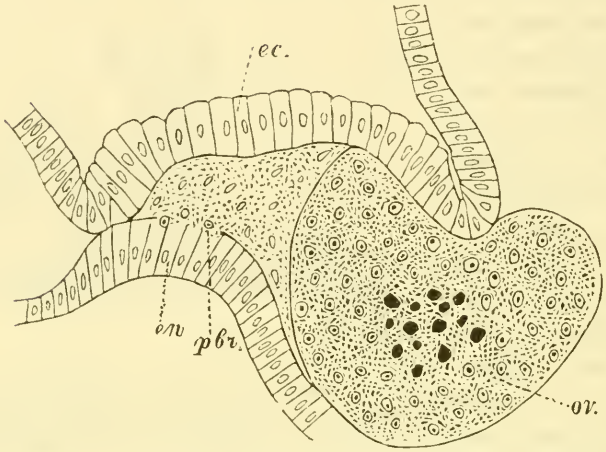


Fig. 2. *S. pinnata.* Stellt den Moment des Verschwindens der Grenze zwischen dem Entoderm (*en*) und der darüber liegenden Schicht dar. *ec* Ektoderm, *ov* Anlage des Genitalstranges, *pbr* Elemente, aus denen der Peribranchialstrang hervorgeht.

Peribranchialstrang und der Genitalstrang an, längs der kürzeren der andere Peribranchial- und der Nervenstrang; selbstverständlich legt sich der längere Strang früher an, und so ist, wenn der eine schon angelegt ist, der andere noch nicht vorhanden und es hat sich sogar das Entodermrohr am Ort seiner Entstehung noch nicht geschlossen; wenn später der eine sich in eine Röhre verwandelt hat, so erscheint der andere noch in Form eines Stranges.

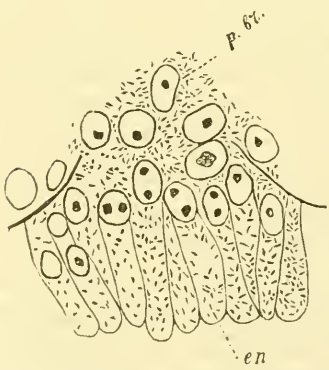


Fig. 3. Die Grenze, die das Entoderm der Athemhöhle von der oberen Schicht trennt, ist unterbrochen, und die entodermalen Elemente dringen in das Mesoblast hinein.

Also der Peribranchialstrang bildet sich so: an der stärksten Ausbuchtung des Entoderms, gerade dort, wo dieses vom Ektoderm durch die von der Placenta herrührenden Zellen der Genitalanlage getrennt ist, geht die Grenze, die Demarcationslinie des Entoderms verloren, oder anders gesagt: es sieht so aus, als ob die Membran, welche

das Entoderm von dem Mesoblaste trennt, zerrissen wird (Textfigur 3). Zu gleicher Zeit entstehen in der Tiefe des Entoderms zellige Elemente, welche die Grenze des Entoderms überschreiten, in die entstandene Spalte gelangen und sich in die Genitalanlage begeben. Bei starker Vergrößerung sieht man leicht, dass die Entodermzellen in energischer Theilung begriffen sind und doppelte Kerne besitzen. Als Resultat entsteht dabei ein Haufen von entodermalen Zellen, die in das Mesoderm hineindringen. Auf dem nächsten Schnitte erscheint dieser Haufen (Textfigur 4) im Zusammenhang mit dem Entoderm, auf dem darauf folgenden aber schon als ganz unab-

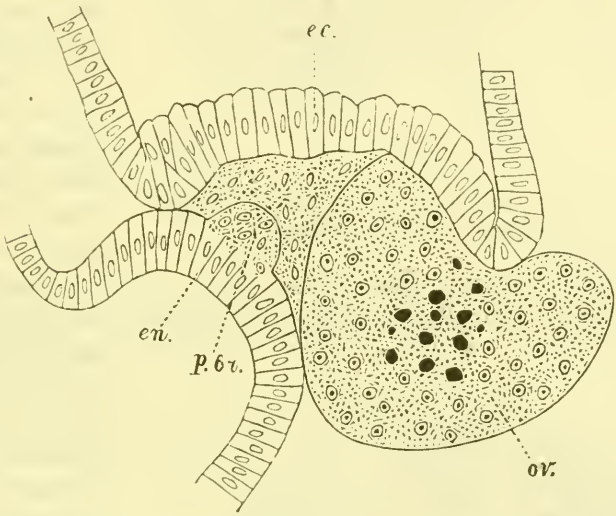


Fig. 4. *S. pinnata.* Der Peribranchialstrang hat sich vom Mesoblast deutlich abgegrenzt, bleibt aber mit dem Entoblast in Zusammenhang. Sonst wie Fig. 2.

hängiges Gebilde, das weder mit dem Entoderm noch mit dem Mesoderm (Textfigur 5) zusammenhängt.

Wie gesagt, ist hier das Ektoderm etwas erhöht und stellt die erste Anlage eines wahren Keimstockes dar.

In dieser Weise entsteht die erste Anlage der einen Peribranchialröhre. Was die andere angeht, so erscheint sie, wie gesagt, später, nämlich wenn der Keimstock sich schon vom Mutterboden abgetrennt hat, eine geschlossene Höhle besitzt und wie ein Hügel aussieht: so unterscheiden wir am Keimstocke (Textfigur 6) alle für ihn charakteristischen Gebilde: Genitalstrang (*ov*), Nervenrohr (*N*) und zwei Peribranchialröhren (*p.br*), von denen die eine schon eine innere Höhlung

besitzt, die andere aber noch mit dem Entoderm in Zusammenhang steht. Beiläufig sei hier bemerkt, dass der Pericardialstrang und die Muskelanlagen bedeutend später erscheinen.

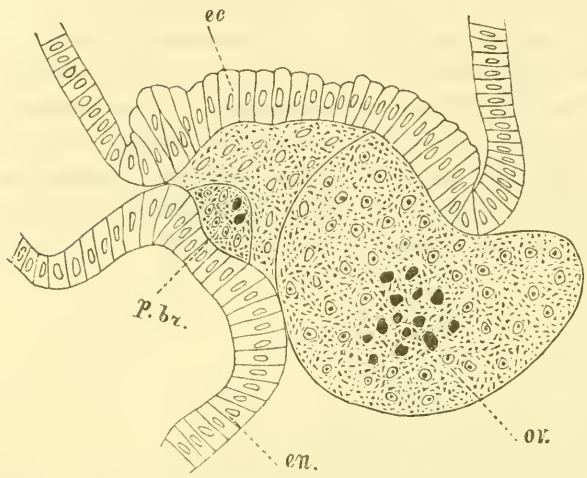


Fig. 5. *S. pinnata.* Der Peribranchialstrang ist selbständig geworden. Sonst wie früher.

Die Entstehung des Nervensystems im Keimstocke ist meines Wissens eine der schwierigsten Fragen bei den Tunicaten: erstens muss man gerade das Stadium treffen, wo dieser Process spielt, zweitens muss die Richtung des Schnittes sehr genau sein, was auch nicht leicht ist, da ja die Längsachse des Keimstockes, wie gesagt, schief steht, und drittens ist die Anlage des Nervensystems ein ganz kleiner, leicht überschbarer Zellenhaufen.

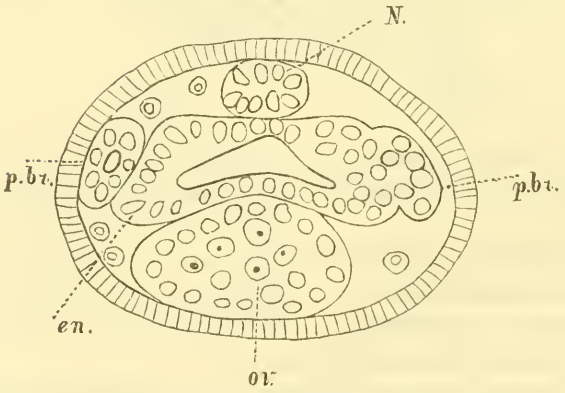


Fig. 6. *S. democratica.* Der eine Peribranchialstrang ist nicht nur selbständig, sondern bereits zu einer Röhre geworden; der andere ist nur angelegt.

Wir haben schon von der Falte gesprochen, die das Elaeoblast abtrennt. Ein Längsschnitt dieser Falte bei *S. democratica* zeigt uns, dass ihre beiden Schichten ganz verschieden aussehen: die obere (Taf. 15 Fig. 5 und 6) besteht aus verhältnismäßig kleinen cubischen Zellen, die untere hingegen aus cylindrischen Elementen, die erste Schicht

legt sich der Placenta, die zweite dem Elaeoblaste, also dem späteren Keimstocke an, dessen Theile sich hier um das innere Entodermrohr nicht concentrirt haben, da dieses noch nicht geschlossen ist.

In der Mitte tritt eine doppelte Falte des Entoderms (*en*) auf, die auch eingebogen ist und gerade hier die Anlage des Peribranchialstranges (*p.br*) bildet, die als ein Zellhaufen erscheint. Rechts davon befindet sich die Genitalanlage, die in unmittelbarem Zusammenhange mit dem Mesoblaste steht. Die Kerne dieser Zellen werden rund, und in ihr Plasma lagern sich kugelige, sich stark färbende, fettartig aussehende Körper ein (s. unten pag. 335).

Gerade da, wo sich das Ektoderm umbiegt, aber jenseits des Entodermrohres, bildet die Entodermschicht eine knopfförmige Verdickung (*N*), welche die eigentliche Anlage des Nervensystems ist. Die Abbildung (Taf. 15 Fig. 5) zeigt diese Verdickung als einen kleinen Haufen von Zellen, die den directen Zusammenhang mit dem Ektoderm noch nicht aufgegeben haben. Einer der nächsten Schnitte desselben Stadiums (Fig. 6) lässt uns das Nervensystem schon selbständig erkennen; es erscheint hier als ein abgesonderter Körper, der aus drei Zellen besteht. Gewiss sind diese Verhältnisse gar nicht als primär anzusehen: um solche aufzufinden, muss man viel jüngere Falten untersuchen, und da treffen wir denn auch etwas, was wir mit Recht als erste Anlage des Nervensystems betrachten dürfen. Auf der schon erwähnten Taf. 15 Fig. 3 liegen in der Tiefe Zellen, die bedeutend größer sind und längliche Kerne haben. Bei einer noch tieferen Falte (Fig. 4) scheint dieser Process noch weiter gegangen zu sein: die Kerne sind hier in Theilung begriffen und schließen doppelte Nucleoli ein. Ist es nicht das sich anlegende Nervensystem? Man könnte denken, es sei eine Vermehrung der Zellen, die nur das Wachsthum der Falte selbst andeutet, aber die Zelltheilungen geschehen hier ohne Ausnahme in der Quer-, nicht in der Längsrichtung; die letzteren Theilungen werden zwar gewiss eine Ausdehnung der Falte, die ersteren aber das Nervensystem hervorbringen, da diese Stelle seinem späteren Orte (Fig. 5 und 6) genau entspricht. — In seiner schon erwähnten Mittheilung hat Brooks[1] ganz dieselbe Entstehung des Nervensystems bei *S. pinnata* beschrieben,

[1] Unsere Untersuchungen über diesen Gegenstand sind zu gleicher Zeit erschienen; die meine ist in den Abhandlungen der Kieffschen Universität 1892 November (russisch) publicirt worden.

was darauf hindeutet, dass dieser Process bei allen Salpen in derselben Weise verläuft.

Wir müssen jetzt die Bildung des fünften unpaaren Stranges betrachten (Taf. 15 Fig. 1 *pcr*), der an der Seite der einen Peribranchialröhre liegt und dem wir den Namen Pericardialstrang gegeben haben. Um die Beziehung dieses Stranges zu den Organen des Embryos zu bestimmen und auch um seine Entstehung zu verfolgen, betrachtet man am zweckmäßigsten einen Längsschnitt durch einen ganz jungen Stolo (Textfigur 7). Hier können wir gut sehen, dass die einschichtige Pericardialwand gerade gegenüber dem Punkte, wo sich das eigentliche Herz dem Pericardium anheftet, einen röhrenförmigen Auswuchs bildet, der sich zwischen Ekto- und Entoderm schmiegt und sich dem erstgebildeten Peribranchialstrang seitlich anlegt. Es sind also nicht die Peribranchialröhren, die sich aus dem Pericardium gebildet haben, wie Salensky angiebt[1], sondern nur der Pericardialstrang. Dass die Peribranchialstränge aus dem Mesoderm entstehen, ist falsch, und Seeliger's Fehler besteht darin, dass er keine Schnitte gemacht hat, die zugleich Herz und Keimstock getroffen hätten (keine von seinen Abbildungen zeigt das Herz der Salpe), und desswegen blieb ihm die Beziehung des Keimstockes zum Herzen unbekannt.

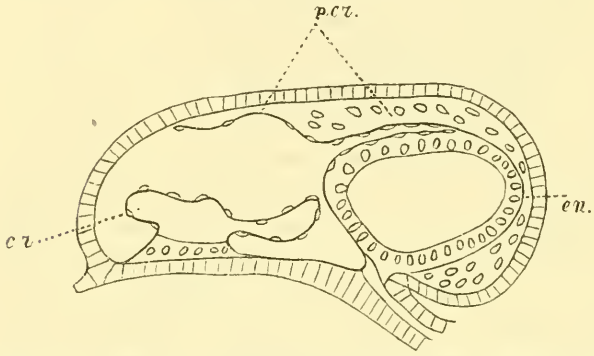


Fig. 7. Herz von *S. democratica*. Das Pericard *pcr* zieht sich in eine Röhre, den Pericardialstrang aus, der sich in den Keimstock hineinschiebt. *cr* Herz.

Ich habe schon erwähnt, dass in der Genitalanlage Kügelchen von besonderem Glanze vorkommen; sie färben sich ganz intensiv und bestehen aus einer fettartigen Substanz. Ich dachte erst, es seien degenerirte Zellkerne, sah aber bald, dass sie ganz unabhängig

[1] Factisch ist eine solche Behauptung unmöglich, da der Keimstock im Verhältnis zum Herzen eine schiefe Lage besitzt, desswegen schmiegt sich das Pericardium dem Keimstocke nur einseitig an, und nur an dieser Seite kann das Pericardium einen Auswuchs ins Innere des Keimstockes geben.

davon den Kernen seitlich anliegen und, was am merkwürdigsten ist, nicht im Genitalstrange entstehen. Ein Schnitt, der zugleich die Anlage des Keimstockes und den Darmcanal von *S. fusiformis* trifft, zeigt Folgendes (Taf. 15 Fig. 9): Kügelchen (*ftk*), ganz gleich denen, welche in der Genitalanlage vorkommen, befinden sich im Lumen der Speiseröhre (*D*) und nicht nur dort, sondern auch in der

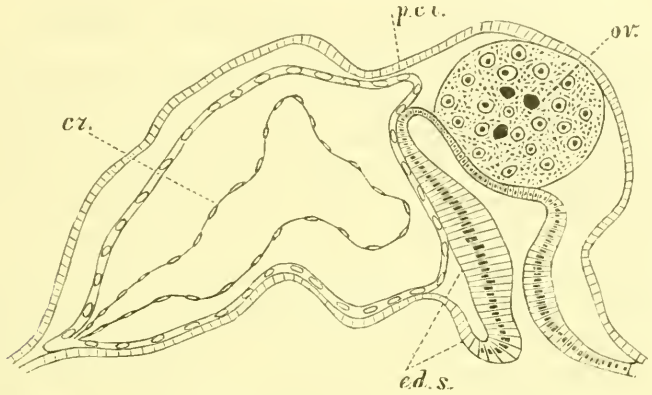


Fig. 8. *Salpa fusiformis.* Zeigt die Bildung des Pericardialstranges *pcr* und die Betheiligung des Endostyls *eds* an der Bildung des Entoderms des Keimstocks. *cr* Herz.

Wand derselben und in den Wanderzellen, zwischen dem Darmtractus und der Genitalanlage. Es beweist also, dass Wanderzellen oder Leukocyten besondere Fettkügelchen aus dem Darme beziehen, die Darmwand durchdringen und Beute an die Genitalanlage abliefern. Es muss hier erwähnt werden, dass es sich um einen Embryo handelt, der noch keine Mundöffnung besitzt, also nicht im Stande ist, sich selbständig zu ernähren. Woher aber die Fettkügelchen im Darme kommen, ist mir unbekannt geblieben, jedenfalls müssen sie vom Embryo herrühren.

Nicht ohne Interesse wäre es, hier die Beziehung des Mutterendostyls zu dem sich ausbildenden Keimstock zu erwähnen. Seeliger[1] nämlich findet bei *Pyrosoma*, dass das Entoderm des Keimstockes direct aus dem Endostyl entsteht. Ungefähr dasselbe lässt sich bei den Salpen beobachten. Weiter unten soll erörtert werden, dass das Endostyl, wie schon Salensky angiebt, Anfangs aus zwei selbständigen Leisten besteht, die erst nach dem Verschwinden der

[1] O. Seeliger, Zur Entwicklungsgeschichte der Pyrosomen. in: Jena. Zeit. Naturw. 23. Bd. 1889.

Placenta zusammenwachsen. Aber schon früher findet man sie gerade dort, wo das Entoderm in den künftigen Keimstock hineinwächst und so zu sagen eine Bucht macht (Textfig. 8). Diese Leisten (*ed.s*) dringen in diese Bucht hinein und betheiligen sich so an der Ausbildung des Entoderms des Keimstockes.

2. Die Phagocytose im Embryo der Salpen.

Die Phagocytose ist, wie bekannt, eine sehr verbreitete Erscheinung im Thierreiche und spielt auch im Leben des Embryos eine Rolle. Aprioristisch gesprochen äußert sich ihre Thätigkeit am meisten dann, wenn es sich um das Verschwinden der embryonalen Organe handelt; dort also, wo solche vorkommen, können wir Phagocyten erwarten. Die Salpen unter allen den Tunicaten stellen sich uns als solche Wesen vor, bei denen embryonale Organe von ganz unverständlicher Natur eine bedeutende Rolle bei der Entwicklung spielen. In dieser Hinsicht habe ich verschiedene Species untersucht und am prägnantesten den Process der Abolition solcher Organe bei *S. pinnata* gefunden, wie ich in diesem Capitel beschreiben werde. Als embryonale Organe sind hier hauptsächlich das Elaeoblast, die Placenta und die Blutknospe zu verstehen, und auf diese alle werden wir unsere Aufmerksamkeit zu richten haben.

Das Elaeoblast ist bekanntlich ein birnförmiges Organ, das den Eingeweiden anliegt und das der Injectionsöffnung entgegengesetzte Ende bildet. Die Basis des ausgewachsenen Elaeoblastes schmiegt sich dem Darmcanale an und bildet hier so zu sagen den Stiel, der sich etwas krümmt und in den ovalen Körper übergeht, der oben die Placenta berührt. Es bleibt mir noch zu sagen übrig, dass das ganze Gebilde in die Tunica eingeschlossen ist.

Die innere Structur des fertigen Elaeoblastes ist ziemlich complicirt: es besteht nämlich aus einem an Vacuolen reichen, maschigen Gewebe, das ein gemeinsames Netz bildet (Taf. 15 Fig. 8). Dieses Netz ist aus feinkörnigen Plasmasträngen zusammengesetzt und schließt kleine Kerne ein, die in bedeutender Anzahl darin zerstreut sind. Die Vacuolen brechen das Licht nicht besonders stark und sind wahrscheinlich mit einer wässerigen Flüssigkeit ausgefüllt. Rund um dieses schwammige Gewebe befindet sich eine dicke Schicht von kleinen Zellen, die eine compacte Masse bilden, welche dem centralen schwammigen Einschlusse nicht dicht anliegt, von ihm sogar wie abgetrennt ist, dem äußern Ektoderm aber sich fest anschmiegt (Fig. 10).

Um diese Beschreibung zu vervollständigen, muss ich noch eines entodermalen Gebildes erwähnen, das im Grunde des Elaeoblastes vorkommt: ich meine einen Haufen von Zellen, die bedeutend größer, als die lymphatischen Elemente sind (Fig. 8 *ep.h*). Diese Zellen stammen von dem Entoderm der Athemhöhle ab und bilden mit diesem einen hügelförmigen Vorsprung, der ins Innere des Elaeoblastes schaut und ihm so zu sagen als Basis dient (Fig. 12). Nach ihrem Äußeren sind es ziemlich große, saftige Zellen, die locker angehäuft sind und sich leicht von dem Entodermhügel ablösen, um in das Innere des schwammigen Gewebes zu gelangen. Auf der Zeichnung sehen wir, dass sie am Grunde des Hügels viel kleiner sind; je weiter ins Innere des Elaeoblastes, desto größer werden sie und desto lockerer liegen sie bei einander.

Das Elaeoblast ist, wie bekannt, ein embryonales Organ, das im erwachsenen Zustande gar nicht vorkommt; seine regressiven Veränderungen fangen schon ziemlich früh an. Zuerst verändert sich das schwammige Gewebe: es zerfällt in einzelne Elemente, die wie runde Zellen aussehen, ein Plasmanetz besitzen und den Kern ganz an der Peripherie haben. Vom Kerne gehen Plasmastränge ab, die den Körper der Zellen in vacuolenähnliche Räume zerlegen. Es ist besonders merkwürdig, diese Zellen dort zu beobachten, wo sie als vereinzelte Elemente dem eben erst erwähnten Entodermhügel anliegen (Fig. 12). Die abgelösten Zellen des letzteren schieben sich zwischen die blasigen Elemente ein, und so kommt es zu einer Anhäufung von verschiedenen Zellen, die ganz vereinzelt und selbständig sind. Damit ist die Sache aber nicht aus, denn wir finden weiter, dass die blasigen Zellen die Entodermelemente des Zellhügels einschließen. Wie das geschieht, kann ich nicht sagen: ob die blasigen Zellen die Entodermelemente verzehren, oder ob diese in die blasigen Zellen sich hineinarbeiten — das kann ich mit Sicherheit nicht entscheiden, möchte aber lieber die zweite Vermuthung annehmen, dass nämlich die Entodermelemente Pseudopodien zu bilden befähigt sind, mit denen sie in die blasigen Zellen hineindringen können, während diese sich ganz passiv verhalten. Nimmt man diese Vermuthung als richtig an, so kommt man selbstverständlich zu der Idee, dass das Hineinkriechen eine Cytophagie bezweckt, mit anderen Worten, dass die hineingekrochenen Entodermzellen die blasigen Elemente verzehren, und dass gerade desswegen dieser Process sich abspielt. Wie groß war mein Erstaunen, als ich etwas Entgegengesetztes fand. Zu Anfang sah ich, wie gemeldet, blasige Zellen mit Entodermzellen im

Innern, die einen gut und vollständig ausgeprägten Kern hatten: dabei befanden sich die eingeschlossenen Zellen in einer Vacuole. Einer aprioristischen Idee folgend, dachte ich weiter zu finden, dass die eingeschlossene sich auf Kosten der einschließenden vergrößerte, und dass letztere eo ipso zu Grunde ging. Es zeigte sich aber ganz wunderbar, dass die inneren Zellen zu Grunde gingen, dass ihr Plasma trüb und grobkörnig wurde, der Kern undeutliche Umrisse erhielt und bald gänzlich verschwand. Die Zahl der eingeschlossenen Zellen ist ganz verschieden und schwankt zwischen 1 und 6 oder 7; diese Zellen sind in 1—3 Vacuolen eingeschlossen und zeigen alle Stufen der Degradation. Neben einer noch vollständigen Zelle findet man oft schon ganz veränderte, wie kleine Plasmaklumpen aussehende Elemente. In dieser Weise werden die hineingedrungenen Zellen ganz ohne Rest verzehrt. Wir haben also die sonderbare Thatsache vor uns, dass beim Zusammentreffen von zwei Arten Zellen die einen activ in die anderen hineindringen, aber nicht als Kannibalen, sondern um selbst zu Grunde zu gehen und diese zweite Zellenart künstlich zu ernähren, was gewiss mit der Öconomie des ganzen Organismus übereinstimmt. — Die weiteren Veränderungen des Elaeoblastes bei *S. pinnata* bestehen darin, dass die umgebenden Leukocyten zwar zwischen die blasigen Zellen dringen und sie von allen Seiten umgeben, aber nie in ihr Inneres hineinkriechen (Taf. 15 Fig. 14). Da die vom Zellhügel stammenden Zellen viel größer sind, so kann man sie in keiner Weise mit den Leukocyten verwechseln, sondern kann gut unterscheiden, dass die großen Zellen ins Innere der blasigen Elemente hineindringen, die kleineren aber sie nur von außen umgeben. Alsdann sind die verschluckten Zellen bereits ganz resorbirt, und die gut genährten blasigen Elemente werden endlich einer regressiven Metamorphose unterworfen, wie sich aus der Betrachtung der Fig. 14 wohl klar ergiebt. Wir sehen dabei, dass der Kern verschwindet und die Zellen selbst ihre glatten Umrisse verlieren und zerrissen aussehen. Aus dieser Beschreibung wird, wie ich glaube, ersichtlich, dass die blasigen Elemente sich von den Zellen des Zellhügels ernähren und ihrerseits zur Ernährung der Leukocyten dienen.

Unter allen diesen drei Kategorien von Elementen spielen nur die Leukocyten, so zu sagen, eine plastische Rolle und dienen zum Aufbau des Körpers der Salpe: nämlich sie sammeln sich dort, wo der Stolo der Salpe entstehen muss, und bilden seinen Keimstock.

Ich möchte hier hinzufügen, dass es sehr sonderbar wäre, den beiderseitigen Verhältnissen der beschriebenen Zellen etwas ganz

Außerordentliches zuzuschreiben und in der anscheinenden Aufopferung der Elemente des Zellhügels einen psychischen Process zu sehen, wonach das Wohlsein des ganzen Organismus ein unbewusster Zweck für die ihn zusammensetzenden Zellen wäre. Als eine ähnliche Erscheinung ist jede Befruchtung aufzufassen, und es ist wirklich sonderbar, dass bis jetzt kein der Befruchtung ähnlicher Process in der Natur beobachtet worden ist. Es fragt sich, ob es wirklich nicht sonderbar wäre, dem Spermatozoide eine ganz besondere Aufopferungsrolle zuzuschreiben? Das Samenkörperchen dringt gewiss in das Ei und strebt nach seiner Vernichtung nicht wegen eines mystischen Zweckes der Erhaltung der Art: der Grund liegt hier viel näher und ist gewiss nicht moralisch, sondern ganz materialistisch zu verstehen. Die Botaniker haben nämlich schon bewiesen (den Erscheinungen gemäß, die bei der Befruchtung der Phanerogamen beobachtet wurden), dass die Spermatozoen durch einen Saft, der vom Ei ausgeschieden wird, angelockt werden. Zoologisch muss der Befruchtungsprocess auch in derselben Weise gedeutet werden. Ich vermuthe, dass es sich bei der von mir beschriebenen Erscheinung der Aufopferung der Zellen um etwas Ähnliches handelt: es kann nicht wohl anders sein, als dass die blasigen Zellen eine Flüssigkeit ausscheiden, welche die Elemente des Zellhügels zum Hineindringen veranlasst. Dass diese Vermuthung einen genügenden Grund hat, werden wir bald sehen.

Beschäftigen wir uns aber vorher mit der Placenta! Dieses Organ ist schon von Salensky (Mitth. Z. Stat. Neapel 4. Bd. 1883 pag. 103 in folgender Weise beschrieben worden: »Die Placenta stellt ein kuppelförmiges Organ dar, welches den Blutsinus von allen Seiten umgiebt und als Unterlage für den Embryonaltheil dient« und weiter: »nach der Bildung der Blutknospe tritt diese in ihn hinein und bildet später eine Scheidewand, welche die Placentar- resp. die Bluthöhle in zwei Theile, einen zuführenden und einen abführenden, trennt«. Ich möchte meinerseits noch einige Details dieser Organisation hervorheben, muss aber vorausschicken, dass 1) hier nur von *S. pinnata* die Rede sein soll, da die übrigen Salpen viel einfachere Verhältnisse darbieten, und dass 2) ich mich jetzt nur über einen bestimmten status quo äußere, nämlich über das Stadium, wo der Embryo die erste Anlage des Keimstockes formirt, also ohne dass ich mich um die Entwicklung dieses sonderbaren Organs kümmere. Die eigentliche Placenta, die ja wie eine Kuppel aussieht, ist äußerlich und seitlich von drei Schichten umgeben: von der doppelten

Faltenhülle und von einer Zellenschicht, die von einer structurlosen Tunica bedeckt ist. Oben grenzt das Dach der Placenta an einen Blutsinus, der mit vielen freien Zellen erfüllt ist, und berührt mit ihrem obersten Punkte die untere Entodermwand der Athemhöhle.

In seinem Bau ist das Dach der Placenta von den seitlichen Theilen ganz verschieden. Am Dache unterscheiden wir zwei Schichten, die nach ihrer Structur fast gleich sind und in dem uns jetzt interessirenden Stadium schon stark rückgebildet sind, d. h. schon keine Zellschichten, sondern nur noch Plasmaschichten sind, die von dem Blutsinuse darüber durch eine Art von Cuticula (Taf. 15 Fig. 13 *Ct*) geschieden werden. Diese Plasmaschichten beherbergen ovale Kerne, die Chromatin einschließen und ganz unregelmäßig zerstreut sind: an einigen Stellen findet man deren eine bedeutende Anzahl, an anderen aber sind sie kaum vorhanden; in der oberen Schicht sind sie jedenfalls viel zahlreicher, als in der unteren; ihre Größe ist überall ziemlich gleich. Die seitlichen Theile der Placenta sind von ganz anderen Elementen gebildet: es sind saftige wohlerhaltene Zellen, die sehr groß sind, mit sich stark färbenden, einen glänzenden Nucleolus enthaltenden Kernen. Nur da, wo diese Zellen das Dach der Placenta berühren, sind sie angehäuft, sonst sind sie einschichtig gelagert.

Wie wir bald sehen werden, erzeugt die Placenta jene Zellen, welche sich im oberen Blutsinuse befinden. Hierüber drückt sich Salensky (pag. 107) folgendermaßen aus: »Zur Zeit der Bildung des Knospenstockes enthalten die Salpenembryonen so viele verschiedene freie Zellen ungleicher Form und verschiedenen Ursprungs, dass die Bestimmung der Theilnahme dieser oder jener Zelle an der Bildung des Knospenstockes vollkommen unmöglich ist.« Wir haben schon gesehen, dass die Zellen, die sich an der Bildung des Keimstockes betheiligen, sehr gut classificirt werden können, und wenn es sich um freie Zellen handelt, die ja in großer Anzahl im Körper der Salpe vorkommen, so sind es Leukocyten, die als ganz specifische Gebilde das Ovarium des Stolos aufbauen. Ohne die Zellen zu classificiren, giebt Salensky diese in seinen Abbildungen als verschieden an: so finden wir bei *S. pinnata* (Taf. 14 Fig. 37 pin.) in der Placenta ganz besonders große Zellen, über deren Bedeutung Salensky sich nicht äußert. Ich erwähne dabei, dass diese nach meiner Meinung wichtigen Elemente während des Embryonallebens der Salpe von Brooks (l. c.) gesehen wurden, und dass sogar wir beide (ich in einer russischen Publication) zu gleicher Zeit die Vermuthung

ausgesprochen haben, Todaro habe wohl diese enormen Zellen als Grundsteine der Entstehung des Stolos beschrieben.

Wenn wir einen Längsschnitt durch den Embryo so machen, dass Keimstock und Elaeoblast beide einerseits, das Ganglion andererseits getroffen werden, so finden wir, dass die Placenta hier und dort in ihrer Structur verschieden ist, anders gesagt, in einer bestimmten Hinsicht unsymmetrisch erscheint: nämlich in dem hinteren Theile des Blutsinus (Taf. 15 Fig. 17) zur Seite des Keimstockes beherbergt sie die schon erwähnten großen Zellen (*nph*), in dem vorderen (Fig. 16) aber schließt sie nur kleine Phagocyten (*Ph*) ein. Betrachten wir jetzt diese Eigenthümlichkeit näher und nennen wir dabei Fig. 16, als in der Richtung des Ganglions gelegen, die vordere, und die dem Elaeoblast sich anschließende Fig. 17 die hintere Seite. Vorn sehen wir Folgendes. Bedeckt von der doppelten Faltenhülle (*F.h*) befindet sich das von der Tunica (*t*) bedeckte Ektoderm und darunter ein Theil des Blutsinus. In diesem Raume sind massenhaft angehäuft freie Leukocyten, die alle einen wohlerhaltenen Kern mit Kernkörperchen und feinkörniges Plasma haben. Diese Zellen, und das ist hier am wichtigsten, sehen recht wohlgenährt aus und besitzen sogar eine starke Neigung zur Vermehrung, da viele von ihnen entweder doppelte oder verlängerte Kerne mit doppeltem Nucleolus haben. Über die Abstammung dieser Elemente war es mir nicht schwer, durch das Mustern mehrerer Präparate ein ganz klares und bestimmtes Urtheil zu gewinnen. Es ist nämlich in Fig. 16 zu sehen, dass die sogenannte Cuticula, welche als feste Membran die Placenta bedeckt und den Boden des oberen Blutsinus bildet, gerade da, wo das Ektoderm sich von der Placentakuppel ablöst, gänzlich fehlt, also eine Art von Öffnung bildet, deren Ränder ganz scharf begrenzt sind und sogar nach außen, in den Blutsinus hinein, hervorragen. Ich erwähne jetzt, dass das Dach der Placenta (*Dch*) von den seitlichen Theilen ganz verschieden ist: jenes ist eine gemeinsame Plasmaschicht, in welcher Kerne in verschiedenem Zustande der Rückbildung liegen, während die seitlichen Theile wohlerhaltene Zellen besitzen, die sehr groß sind, ein helles Plasma und Kerne von verschiedener Größe enthalten. Es ist unleugbar, dass die Leukocyten diesen Zellen ihren Ursprung verdanken. Die Zellen, die dem erwähnten Risse der Cuticula, dieser provisorischen Öffnung anliegen, vermehren sich rasch, verkleinern sich dabei und bilden endlich eine ganze Schar freier Zellen, die aus der Placenta in den Blutsinus hinauswandern.

Ganz verschieden sieht der vordere Theil des kreisrunden oberen

Blutsinus[1] aus; er ist von anderen Elementen erfüllt, die an den Cannibalismus erinnern, den wir schon im Elaeoblaste beobachtet haben; es sind nämlich große Zellen mit deutlichen, an die Seite geschobenen Kernen und mit ein, zwei oder mehr Vacuolen, in welchen fremde Zellen eingeschlossen sind (Fig. 17). Die Zahl der eingeschlossenen Zellen kann, wenn man nach zwei oder drei auf einander folgenden Schnitten urtheilen darf, bis auf sieben oder sogar acht steigen. Wie auch im Elaeoblaste zeigen sich die verschluckten Zellen im Zustande einer allmählichen Destruction: neben ganz frischen und vollen Kernen giebt es solche, die schon zusammengeschrumpft aussehen, weiter Kerne, deren Wände nur noch schwach angedeutet sind, und Klumpen aus dunklem Plasma, die schon keine Kerne mehr besitzen, aber doch oft kleine, stark lichtbrechende, sich mit Safranin intensiv färbende Körnchen einschließen, die wohl als die aus den Kernen frei gewordenen Chromatinkörperchen anzusehen sind. Es kommen hier oft doppelte Zellen vor, das heißt solche, die zwei Kerne (Fig. 15 *b*, *d*) und eine gemeinsame Vacuole haben, in der eine verdaute Zelle liegt. Es können dabei auch mehrere Vacuolen mit je einer noch ganzen oder veränderten Zelle vorhanden sein (Fig. 15 *a*). Die verdaute Zelle kann sogar ganz verbraucht, die Vacuole, in der sie sich befand, verschwunden sein, und dann beweisen nur ganz kleine Chromatinkörnchen, dass hier eine Zelle verdaut (Fig. 15 *c*). Die Gier der Cytophagen kann so groß werden, dass mitunter bis drei Zellen in einander eingeschachtelt sind. So zeigt uns Fig. 11 eine Zelle (*a*), die eine andere einschließt, und diese ihrerseits hat in ihrem Inneren den Rest einer schon verdauten Zelle. Ähnliches finden wir in der Zelle *c*: hier hat die verschluckte zwei Kerne und verdaut ihrerseits eine dritte Zelle. Es ist von Bedeutung, die Thatsache zu betonen, dass in der vorderen Hälfte des Blutsinus keine Cytophagen vorkommen, und dass dieser Process nur in der hinteren Hälfte ausgeübt wird, dafür aber auch mit ganz besonderem Hunger. Ich glaube, die aus der Placenta herausgewanderten Zellen gelangen zuerst in die vordere Hälfte des Blutsinus und gehen erst später in die hintere über, wo sie von den Cytophagen ganz verzehrt werden. Vorkommen und Ursprung der Cytophagen sind mir unbekannt geblieben; es kann wohl sein, dass es ausgewachsene und veränderte Leukocyten sind. Ihr weiteres Schicksal ist dem der blasigen Zellen

[1] Wie gesagt, berührt das Dach der Placenta an seinem höchsten Punkte das Entoderm der Athemhöhle.

des Elaeoblastes gleich: sie zerfallen, aber das scheint keine directe Bedeutung für die umgebenden Elemente zu haben, vielmehr muss man daran denken, dass dabei der ganze Organismus der Salpe gewinnt, da er jedenfalls bedeutend wächst, ohne etwas im Darmcanale zu haben. Es ist nicht unmöglich, dass der beschriebene complicirte Process eine eigenthümliche Art des Verbrauches des zur Nahrung des Embryos dienenden Materials der Placenta darstellt.

Es wäre noch eine Thatsache zu erwähnen, welche die Idee stützt, dass beim Anlocken der Leukocyten durch die Cytophagen diese sehr wahrscheinlich einen dazu dienenden Stoff ausscheiden. Man findet zuweilen Zellen, die außen (Fig. 13 *m*) von einer dicken Schicht umgeben sind, die radiär streifig aussieht. Könnte dies nicht der erwähnte Ausscheidungsstoff sein?

Wir haben uns nun mit den colossalen Zellen (Fig. 13 und 17) zu beschäftigen. Über ihre Herkunft ist wohl so viel sicher, dass sie aus der Placenta stammen, aber was für Elementen sie ihre Entstehung verdanken, kann ich nicht mit Genauigkeit sagen. Topographisch ist ihr Vorkommen ganz bestimmt: sie kommen nur im hinteren Theile des Blutsinus und nicht weit von dem Punkte vor, wo das Ektoderm sich von der Placentakuppel abhebt (Fig. 13); diese topographische Genauigkeit spricht schon einigermaßen für die Idee, dass wir es nicht mit einer zufälligen Erscheinung zu thun haben, sondern dass dieser Process für den Salpenorganismus nicht ohne Bedeutung ist, und dass die in Rede stehenden Zellen bestimmte, eine specifische Function ausführende Organe sind.

Es sind, wie gesagt, große Zellen mit bedeutendem, wohlerhaltenem, wie aufgeblähtem Kern, in dem ein länglicher, stark lichtbrechender Nucleolus eingeschlossen ist. Die Plasmamasse der Zelle ist grobkörnig und dunkel. Die Zelle befindet sich in einer der Plasmaschichten des Daches der Placenta, ohne dass man aber mit Sicherheit wüsste, welcher Schicht (der oberen oder unteren) sie eigentlich angehört. Der Fig. 17 nach könnte man wohl denken, sie stamme aus der unteren, da hier nach ihrem Herauskriechen ein leerer Raum geblieben ist, die nächste Fig. (13) beweist uns aber etwas Verschiedenes: hier scheint die Zelle der oberen Schicht anzugehören. Jedenfalls verlässt sie den Ort ihrer Entstehung, dringt durch die Cuticula, die hier eine Öffnung mit hervorragenden Rändern bekommt, und gelangt in den Blutsinus, ohne den mütterlichen Boden zu verlassen: sie bleibt immer in der Placenta stecken und hat nur den oberen Theil frei, so lange wie ihre Thätigkeit, über

deren Charakter wir noch zu reden haben, andauert. Gewöhnlich finden sich diese großen Zellen paarig zusammen und sind von einander nur durch eine Plasmawand getrennt (Fig. 13). Die eine Zelle liegt gewöhnlich etwas nach außen, ragt in den Blutsinus hinein und, wenn sie erschöpft wird und den Placentaboden verlässt, um in den Blutsinus hineinzufallen, so wird sie von der Nachbarin vertreten. So sehen wir in Fig. 17, dass ursprünglich zwei Zellen vorhanden waren, aber dass die eine schon die Placenta verlassen hat, die andere noch nicht; ein Beweis für diese Anordnung zu zweien ist das Vorhandensein von zwei leeren Räumen. In diesem Falle kann die Scheidewand auch zum Anheften der heraustretenden Zelle dienen. Nicht ohne Bedeutung wäre es vielleicht zu erwähnen, dass die nach außen ragende, also functionirende Zelle von der im Innern befindlichen, also noch ruhenden Zelle chemisch gewiss verschieden ist, was daraus hervorgeht, dass die äußere sich hell und wenig färbt, die innere dagegen immer dunkel und mehr grobkörnig erscheint. Das Austreten der Zelle ist ein Zeichen ihrer vollständigen Erschöpfung — sie bleibt wohl und thätig, so lange sie den Boden, von dem sie sich möglicherweise ernährt, noch nicht verlassen hat — sie sieht wie ein Klumpen aus, besitzt verschiedene Körner, und ihr Kern erscheint als compacter Körper, nicht als ein Bläschen. In diesem Zustande wird die Zelle eine Beute der sie umgebenden Cytophagen, und in Fig. 13 finden wir denn auch, dass sie (*nph*) schon in einer von diesen eingeschlossen und gewiss ganz verdaut ist.

Vor Allem ist hier die Thatsache hervorzuheben, dass die großen Zellen dort entstehen, wo die Cytophagie vorkommt; sie sind da, wo der Zellenkampf am heftigsten ist; wo hingegen kein solcher Kampf wüthet (in der vorderen Hälfte), da findet man keine großen Zellen, also wo die Leukocyten entstehen (aus der Placenta herauskriechen), fehlen sie ganz. Wenn wir diese Thatsache von dem Standpunkte aus betrachten, dass, wo die Lebensthätigkeit (oder der Kampf) am prägnantesten ist, auch die Ausscheidung der verbrauchten Stoffe, also die Existenz der Organe (Nephridien), die diesen Stoff absorbiren, höchst wahrscheinlich sein muss, so erhalten wir ein gewisses Recht zu der Vermuthung, dass die fraglichen großen Zellen Nephrocyten sind. Für diese Vermuthung sprechen 1) das constante Vorkommen dieser Elemente, 2) der bestimmte Platz, den sie einnehmen, 3) ihr Vorhandensein gerade dort, wo die Cytophagen zahlreich sind, endlich 4) ihr Charakter als eigenthümliche Organe, die einen bestimmten Cyclus der Entwicklung haben. Nach

den überraschenden Entdeckungen von Kowalevsky, der das Vorhandensein von Nephrocyten bewiesen hat, die als einfache Zellen, ohne besondere Organe zu bilden, und ohne besondere Einrichtungen zur Ausscheidung das ganze Leben in diesem Zustande verbleiben, scheint der primitive Charakter, den sie in unserem Falle besitzen, nicht dagegen zu sprechen. Gewiss wäre es, um dieser Vermuthung einen absolut festen Boden zu geben, unentbehrlich, die Färbemittel zu brauchen, die Kowalevsky den erwähnten Schluss aufgedrängt haben.

Salensky hat genügend Recht gehabt, die Mannigfaltigkeit der in einem gewissen Grade freien Zellen im Körper der Salpe zu constatiren: 1) freie Entodermzellen, die vom Zellhügel stammen, 2) Blasenzellen, 3) Leukocyten des Elaeoblastes, 4) Phagocyten der Placenta, 5) Cytophagen; und alle diese, von verschiedener Größe und von verschiedenem Aussehen, das in gewissem Maße von ihrem Alter abhängt, scheinen einen genügenden Mischmasch zu bilden, den zu klären man viel Mühe haben dürfte. Die Sache wird noch viel complicirter durch das Vorhandensein noch einer neuen Art von Zellen, die den Kalymmocyten von Salensky gleichen. Ich sage »viel«, da diese Zellen nach ihrem Aussehen specifisch genug sind, um unter allen anderen erkannt zu werden.

In seiner Beschreibung der Salpenembryogenese erwähnt er unter Anderem einen Fortsatz der Follikelwand, welcher wahrscheinlich ein blutkörperbildendes Organ darstellt und der von Todaro zuerst beschriebenen blutbildenden Knospe (bottone ematogene) vollkommen entspricht. Von diesem Organe geht, wie in der Abbildung angegeben ist, eine Scheidewand aus, die zwei seitliche Blutsinus von einander trennt. Gerade dann, wenn die von mir beschriebenen Erscheinungen an der Placenta vorkommen, verändert sich die sogenannte Blutknospe. Früher nämlich bildete sie einen Vorsprung im inneren Raume (inneren Blutsinus) der Placenta, welcher mit der Placenta vermittels einer Scheidewand vereinigt war und seinerseits, wie gesagt, nach unten sich wieder in eine Scheidewand verlängerte, die den Blutsinus in zwei seitliche Bluträume abtheilte (Fig. 18). Die Blutknospe sowohl als ihre Wände sind mit einer festen und anscheinend sehr resistenten Membran umgeben. Zu gleicher Zeit mit dem Hinauswandern der Phagocyten aus der Placenta reißt die Membran ab, und zwar da, wo die Knospe der oberen Scheidewand angeheftet ist. Dieses Abreißen geschieht wahrscheinlich aus ganz mechanischen Gründen: die Zellen in der

Blutknospe vermehren sich rasch, die innere Masse drängt nach außen, und die umgebende Membran hält dies nicht aus, platzt, und die Zellen gelangen in den umgebenden freien Raum. Es sind runde Elemente, die feinkörnig aussehen und einen runden Kern enthalten. Erst nach der Befreiung aus der Blutknospe gelingt es ihnen, sich weiter zu entwickeln. Aber wahrscheinlich geht dies ziemlich rasch vor sich, da man selten alle Übergangsstadien findet. Jedenfalls bläht sich so zu sagen die Blutknospenzelle auf, wird saftig, ihre Körnchen ordnen sich zu Strängen an, und es bilden sich in der Zelle Vacuolen voll Flüssigkeit: mit einem Worte, es entsteht ein Kalymmocyt, um dessen Physiognomie zu vervollständigen ich nur die Beschreibung von Salensky[1] zu reproduciren habe: »meistens von kugelrunder oder ovaler Gestalt sind diese Zellen vollkommen durchsichtig und zeichnen sich von den übrigen durch ihr vacuolisirtes Protoplasma und die schwache Tinctionsfähigkeit aus. Die Vacuolen nehmen den größten Theil des Zellinhaltes ein, während das feinkörnige Protoplasma in kleinen, vom Centrum nach der Peripherie zu verlaufenden Fäden angesammelt ist. Aus der Profilansicht einiger Zellen erkennt man, dass der Kern derselben ganz oberflächlich liegt, eine Lage, die offenbar durch den Druck der stark entwickelten Vacuolen bewirkt ist. Die Kerne der Kalymmocyten sind oval, enthalten eine spärlich entwickelte Chromatinsubstanz und ein punktförmiges Kernkörperchen, welches gewöhnlich in der Mitte des Kernes seinen Platz hat.« Die Ähnlichkeit ist dabei so vollständig, dass man nicht im geringsten daran zweifelt, dass die aus der Blutknospe stammenden Zellen Kalymmocyten sind. Nur eines Punktes der Beschreibung von Salensky möchte ich Erwähnung thun. Die Zellen sind nicht chromatophil, es giebt aber eine Farbe, die ihnen specifisch ist, nämlich Safranin, welches alle Granulationen besonders intensiv färbt, in der Weise, dass der Kern gar nicht zu unterscheiden ist und die ganze Zelle grobkörnig ziegelroth erscheint. — Die vermuthlichen Kalymmocyten von *Salpa pinnata* dringen nach außen und finden sich dann direct auf dem Embryo; wie sie sich aber am Aufbau der Tunica der Salpe betheiligen, soll in einer späteren Schrift erörtert werden.

---

[1] Salensky, Über die Thätigkeit der Kalymmocyten (Testazellen) bei der Entwicklung einiger Synascidien. in: Festschrift Leuckart Leipzig 1892.

3. Etwas über die Entwicklung der Salpen.

Obschon bereits zehn Jahre nach dem Erscheinen der bedeutsamen Monographie von Salensky über die Entwicklung der Salpen verflossen sind, so hat es doch bis in das letzte Jahr Niemand gewagt, sich über diesen höchst wichtigen Gegenstand auszusprechen. Trotz der von Salensky behaupteten ganz außerordentlichen Thatsache, dass nämlich nicht im Ei der Impuls zum Aufbau des Thieres liege, sondern in den follicularen, das Ei umgebenden Zellen, bleibt das Ei bestehen, wird sogar befruchtet, verschafft aber dem Embryo nur Nahrung, also anders gesagt und ganz dem entgegen, was wir sonst überall im Thierreich vorfinden: eine plastische Bedeutung haben in der Embryogenese der Salpen ganz accessorische Elemente. Hierüber sind drei Arbeiten im Druck: die umfangreiche Monographie von Brooks, von der wir schon die von mir erwähnte kurze Mittheilung haben, ferner eine Arbeit von K. Heider und endlich meine eigene. Die Monographie von Brooks will das ganze Gebiet umfassen. Heider scheint nur die späteren Stufen der Embryogenese besprechen zu wollen, und ich beschränke mich auf die frühesten. Ein Hauptcapitel aber jeder diesen Gegenstand behandelnden Untersuchung muss darin bestehen, sich über die erwähnten Hauptergebnisse der Arbeit von Salensky auszusprechen, und in dieser Hinsicht äußert sich Brooks ganz entschieden gegen Salensky: er hält auch für die Salpen an der Bedeutung, welche jedes Ei überhaupt im Thierreiche besitzt, fest.

Salensky hat den größten Theil der bekannten Arten embryologisch untersucht, nämlich *Salpa democratica*, *africana*, *punctata*, *fusiformis* und *bicaudata*. Ich nun habe gesucht, auch das zu sehen, was in der Monographie von Salensky fehlte, nämlich die frühesten Stadien von *Salpa bicaudata*, außerdem besitze ich einzelne Thatsachen aus der Entwicklung von *Salpa zonaria*, die Salensky gar nicht erwähnt hat, und von *Salpa costata-Tilesii*, die embryologisch ganz unbekannt war. Ich habe meine Aufmerksamkeit hauptsächlich der *Salpa bicaudata* gewidmet, da diese Salpe sich sehr von den anderen unterscheidet und nach Salensky einen Übergang zu den embryologischen Anomalien bildet. Salensky, der sich über den Hauptpunkt seiner Untersuchung bei allen anderen Salpen ganz bestimmt äußert, ist bei *S. bicaudata* etwas skeptisch und spricht sich so aus (pag. 362): »Entweder gehen die Blastomeren unter allmählicher Verkleinerung zu Grunde — sie könnten als Nährmaterial für die Bildungszellen

dienen — oder sie verändern unter fortwährender Theilung Form und Bau und vermischen sich so mit den Gonoblasten, dass sie endlich von den letzten nicht zu unterscheiden sind. Diese Frage durch direete Beobachtungen entscheiden ist sehr schwer und bei dem Material, das mir zu Gebote stand, war das unmöglich.« Außerdem unterscheidet sich die *Salpa bicaudata* ganz wesentlich darin, dass ihr die Faltenhülle fehlt, der Epithelhügel und der Follikel transitorisch sind und endlich der Oviduct als Bruthöhle dient und in diesem Falle auch transitorisch wird. Diese Angaben zu revidiren und zu sehen, ob die angegebenen Unterschiede wirklich so tief greifen, hat mich auch dazu veranlasst, gerade die *Salpa bicaudata* zum Gegenstande meiner Untersuchung zu wählen.

Die Veränderungen, die am unbefruchteten Ei vorkommen, sind sehr genau von Todaro beschrieben worden[1], und wenn ich mir erlaube, sie hier zu wiederholen, indem ich sie vollständig bestätige, so thue ich das nur, um mich in der Frage über das Schicksal des Oviductes nach Salensky auszusprechen. Da die Verhältnisse der Blutsinus zum Oviduct keine Bedeutung für meinen Zweck haben, so werde ich diesen Punkt unerwähnt lassen.

Die Bildungsstätte des Eies von *Salpa bicaudata* liegt etwas anders, als bei den anderen Arten, nämlich näher an der Mitte des Körpers, aber sie gehört jedenfalls noch der vorderen Hälfte des Körpers an. Das Ei mit allen seinen accessorischen Theilen ist gänzlich in die Tunica eingebettet. Diese Theile sind folgende: 1) eine taschenförmige Erweiterung der Athemhöhle, die Salensky als eine Erweiterung des Oviductes bezeichnet; ich möchte sie eher als Bruthöhle oder Uterus (der Terminologie von Todaro folgend) ansehen (Fig. 19 *Bt.h*); 2) ein Stiel, den Salensky Eistiel nennt; ich werde ihn als eigentlichen Oviduct (*Od*) bezeichnen; er ist von einem Canale durchsetzt und führt direct in den Follikel, der das Ei umfasst; endlich 3) der Follicularfortsatz (*Ef*), welcher sich nach vorn richtet und den Follikel überragt. Dieser Fortsatz ist eine unmittelbare Verlängerung des Oviductes und gleich ihm hohl. Die Veränderungen nun sind folgende: der Fortsatz wird etwas mächtiger, sein Vorderende bleibt nicht zugespitzt, sondern verdickt sich keulenförmig und ändert dabei seine Lage: es neigt und krümmt sich in der Richtung des Uterus (Fig. 21). Die Krümmung wird mehr und mehr ausgeprägt, bis endlich der Fortsatz sich andererseits den Wänden des fraglichen

[1] Todaro, Studi ulteriori sullo sviluppo delle Salpe. in: Atti Accad. Lincei Mem. (4) Vol. 1 1886.

Uterus dicht anlegt. So reitet gewissermaßen der Follikel auf dem Uterusdach, und seine zwei Schenkel (der Oviduct einerseits und der Fortsatz andererseits) schmiegen sich der Bruthöhle in einer symmetrischen Art an (Fig. 22).

Ein Längsschnitt durch das Ei auf diesem Stadium zeigt Folgendes (Taf. 15 Fig. 23). Er hat das Keimbläschen nicht getroffen, wohl aber die beiden Schenkel; der eine mündet in den Uterus, und durch ihn dringen gewiss die Spermatozoen ein; der andere bleibt blind geschlossen. Wir sehen also, der beschriebene Process hat wenig Eigenthümliches an sich, da alle den Follikel begleitenden Theile bei allen Salpen vorkommen, und bei *Salpa bicaudata* nur der Follikelfortsatz beibehalten wird und desswegen eine bestimmte Rolle bei den nächsten Erscheinungen spielt. Eine besondere Contraction des Eisticles, die nach Salensky allen Arten der Salpen charakteristisch ist, habe ich bei *Salpa bicaudata* nicht beobachtet.

Um die embryogenetischen Erscheinungen bei den anderen von mir beobachteten Salpen zu parallelisiren, möchte ich hier etwas über *S. zonaria* sagen. Die Mehrzahl der Kettensalpen producirt nur ein einziges Ei, als Ausnahme ist hier *Salpa zonaria* und *costata* zu betrachten. Die erstere besitzt gewöhnlich 4 Embryonen, seltener 5 und ganz selten nur 3: *Salpa costata* hat 5—7. Außer durch die Zahl unterscheiden sich die zwei genannten Arten dadurch, dass bei *zonaria* die Embryonen im Alter sich stufenweise folgen, bei *costata* hingegen sich nach dem Alter in drei Gruppen theilen. In dieser Beziehung werden vielleicht die späteren Untersuchungen beweisen, dass die anderen Salpen auch eine Neigung zu einer mehrzähligen Vermehrung haben, da Salensky die Meinung ausspricht, dass sie, sobald sie den Embryo ausgestoßen haben, einen neuen Eierstock zu produciren im Stande sind.

Wenn wir einen jungen Eierstock von *Salpa zonaria* näher betrachten, so finden wir Folgendes (Taf. 16 Fig. 25): er besteht aus einem Oviducte mit 4 Eiern, alle von einer Follicularmembran bedeckt, davon sind 3 ganz gleich groß und bilden eine gemeinsame Masse, das 4. Ei aber ist etwas größer, ganz kugelrund und besitzt einen selbständigen Follikel. Im nächsten Stadium (Fig. 24) sehen wir nur noch 2 Eizellen einen gemeinsamen Körper bilden, während die anderen beiden selbständig geworden sind. Nach den Abbildungen zu urtheilen müssen wir annehmen, dass die Reifung der Eier erst dann anfängt, wenn sie sich von dem gemeinsamen Boden abgetrennt haben. Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass in

einem weniger weit vorgerückten Stadium, als das in Taf. 15 Fig. 25 abgebildete ist, das Ovarium ein ungetheiltes Organ vorstellt. Ich möchte hier noch hinzufügen, dass ein nach einander folgendes Reifen der Eizellen die Thatsache erklärt, dass sich die Embryonen auf verschiedenen Stufen der Entwicklung befinden und dass sie sich im Alter regelmäßig progressiv folgen. Bei *Salpa costata* reifen wahrscheinlich die Eier nahezu periodisch.

Leider sind mir die Erscheinungen der Befruchtung und Entstehung der Richtungskörperchen unbekannt geblieben. Über das Ei selbst habe ich nichts Besonderes zu sagen. Wie am Ei von *Salpa zonaria* sichtbar ist, stellt es einen protoplasmatischen Körper mit verhältnismäßig großem Kern dar, in dem man wie gewöhnlich ein feinkörniges Kernplasmanetz unterscheiden kann. Die Theilung des Eies in 2 Blastomeren ist in Taf. 16 Fig. 26 angegeben. Hier sehen wir den einschichtigen Uterus, der eine leise Vertiefung an seinem apikalen Theile darbietet. Dem entsprechend communicirt der Follikel nicht nur mit dem Uterus, sondern berührt ihn sogar nicht einmal und ist davon durch eine dünne Schicht Tunicasubstanz getrennt. Der Follikel selbst stellt eine Hohlkugel vor, in der sich die in zwei Blastomeren getheilte Eizelle befindet. Diese nimmt, so möchte ich sagen, einen unbedeutenden Theil der inneren Höhle ein, was bei den Salpen allgemein der Fall ist. Jedes Blastomer stellt einen etwas in die Länge gezogenen ovalen Körper vor, der in diesem Falle zwei runde Kerne besitzt, von denen einer (in beiden Blastomeren) vorn liegt, der andere aber nach hinten gerückt ist. Das Vorkommen der zwei Kerne beweist genügend, dass jedes Blastomer sich zu theilen anschickt. Nach der gleichen Größe der Kerne zu urtheilen, muss man sich denken, dass die 4 ersten Blastomeren gleich groß werden. Das ganze Gebilde ruht auf einem Polster, das sich in dem Follikel befindet.

Vergleichen wir die Polsterzellen mit den eigentlichen Follikelzellen, so finden wir, dass sie nur in der Form etwas verschieden sind: die Follikelzellen sind cylindrisch, die das Polster bildenden Zellen hingegen sehen etwas rundlich aus, ein Unterschied, der leicht durch die gegenseitigen Verhältnisse der Zellen zu erklären ist. Ein späteres Stadium ist in Fig. 27 abgebildet. Hier ist das Ei in 4 gleich große Blastomeren getheilt, von denen eine sich nicht auf dem Schnitte befindet, bei einer anderen hat der Schnitt den Kern nicht getroffen, und nur zwei sehen vollständig aus. Was dabei besonders ins Auge fällt, ist die Unabhängigkeit der Blastomeren von einander: sie berühren

sich sogar kaum. In Bezug auf den Follikel ist hier zu sehen, dass das Polster wahrscheinlich im Innern sich über die ganze Wand des Follikels hinzieht und sein Lumen in zwei nahezu gleiche Theile scheidet, von denen der eine die 4 ersten Blastomeren einschließt, während der andere leer bleibt. In diesem Stadium finden wir also die Anlage von besonderen Falten, die schon von SALENSKY genau beschrieben sind.

Das nächste von mir beobachtete Stadium ist in Fig. 28 wiedergegeben. Die Zahl der Blastomeren kann hier nicht genau festgestellt werden; sie muss sich auf 6 belaufen, von denen aber nur 3 (2 große und 1 kleine) gezeichnet sind. Wir sehen hier, dass die beiden Wülste, die in der früheren Figur hügelförmig angegeben sind, sich dicht den Blastomeren anlegen und sich sogar darüber verbreiten in der Weise, dass sie eine Scheidewand zwischen der Hälfte mit Blastomeren und der leeren gebildet haben. Da aber die Blastomeren sich vermehren und ein umfangreiches Volumen besitzen, so wird die aus den Gonoblasten (Kalymmocyten) gebildete Scheidewand in das benachbarte Lumen hineingedrängt, und dieses daher allmählich um so kleiner. Die Blastomeren sind zwar von den sich vermehrt habenden Gonoblasten noch nicht ganz bedeckt, wie aus dem nächsten Schnitt ersichtlich wird; wenn es hier aber so dargestellt ist, so stimmt das mit der Thatsache überein, dass der Schnitt nicht das Centrum des Follikels getroffen hat, sondern seitlich geführt war. Das Plasma der Blastomeren sieht hier schon anders als früher aus: es glänzt etwas und, ich möchte sagen, erscheint amorph. Die Kerne der Blastomeren haben eine ovale Gestalt und eine verschiedene Größe: ihr Chromatin besteht meistens aus glänzenden Körnchen.

Der nächste Schnitt ist in Fig. 29 wiedergegeben. Die Follicularhöhle scheint hier doppelt zu sein, aber nur weil die Richtung des Schnittes von der früheren verschieden ist. Die Blastomeren behalten das frühere glänzende Aussehen, bilden einen gemeinsamen centralen Haufen und sind in activer Vermehrung begriffen; viele von ihnen besitzen sogar doppelte Kerne. Die nächste wichtige Veränderung ist in der folgenden Figur angegeben; sie bezieht sich auf die Beschaffenheit der Blastomeren, nämlich das glänzende Aussehen des Plasmas im früheren Stadium rührt, wie jetzt ersichtlich wird, von einer fettartigen Substanz im Plasma her, die sich darin concentrirt und besondere, stark lichtbrechende Körper gebildet hat, die in vielen Blastomeren vorhanden sind (Fig. 30; im Schnitte sind die

Blastomeren nicht alle getroffen worden). Die Kerne streben sich immer weiter zu vermehren und bilden sogar kleine Zellen aus, die sich aber noch trotz ihrer geringen Größe bedeutend von den umgebenden Gonoblasten unterscheiden.

Zu gleicher Zeit wird die primitive Follicularhöhle (*p.fh*) mehr und mehr verdrängt und ändert dabei ihren Ort, indem sie sich nach unten richtet (Fig. 31). Dieses nächste Stadium zeigt uns die Weiterentwicklung in derselben Richtung; das will sagen, dass die eigentlichen Zellen der Blastomeren sich von dem Dotterplasma gänzlich abgetrennt haben und eine starke Neigung zur Vermehrung äußern. Wenn die betreffenden Kerne sich noch nicht getheilt haben, so besitzen sie schon doppelte Kernkörperchen, welche die bevorstehende Theilung anzeigen. Äußerlich hat der junge Embryo ein buckelartiges Gebilde, das ihm seitlich ansitzt und nur aus Gonoblasten gebildet ist — es ist die Anlage der von Salensky so genannten Blutknospe. Bis jetzt scheinen, wie wir gesehen haben, die Gonoblasten von den Blastomeren gänzlich getrennt zu sein und nur so zu sagen den Rahmen zu bilden, worin die eigentliche Embryogenese vor sich geht. Weiter treffen wir eine Veränderung in der Lage des Embryos: die Blutknospe erhebt sich (Textfigur 9) und sitzt dem Embryo nicht mehr lateral, sondern vertical an. Die inneren Veränderungen, die dabei der Embryo erlitten hat, sind schon sehr bedeutend. Erstens ist die primitive Follicularhöhle gänzlich verschwunden; zweitens sind die Gonoblasten in den inneren, nur Blastomeren enthaltenden Raum hineingerathen; und drittens haben sich die eigentlichen Blastomerenzellen beträchtlich weiter vermehrt. In Fig. 32 sehen wir, dass diese Zellen ein sehr verschiedenes Aussehen besitzen: einige sind in Halbirung begriffen, die anderen bilden sogar einen ganzen Haufen kleiner heller Kerne, die mit den Gonoblasten zusammen liegen und sich kaum von ihnen unterscheiden. Man kann jedenfalls nicht behaupten, dass alle Blastomerenzellen demselben Schicksal unterworfen sind: einige Kerne gehen ganz bestimmt zu Grunde. So ist in Fig. 32 mit *kr'* ein solcher Kern angedeutet; er sieht wie ein geschrumpfter heller Körper aus, der beträchtliche Dimensionen erreicht hat; das

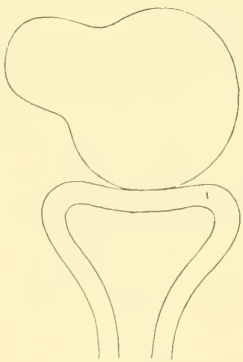


Fig. 9.

ihm angehörige Dotterplasma ist schon fast völlig verschwunden. Es wäre noch etwas über dieses Stadium zu sagen: nämlich das untere Ende des Embryos wächst in die Bruthöhle hinein, um sich endlich mit ihrer Wand zusammenzulöthen. Die Art und Weise der Vermehrung der Blastomerenzellen ist auch in Fig. 33 ziemlich klar angegeben: wir treffen hier zwei Blastomeren, bei denen die Kerne mit ihrem Plasma sich von dem Dotterplasma fast ganz getrennt und zu gleicher Zeit halbirt haben. Jetzt erst gelangen wir zum jüngsten von Salensky für *S. bicaudata* erwähnten Stadium, das er folgendermaßen beschreibt (pag. 361): »Die großen, mit einem hellen Protoplasmahof und einem dunklen Kern versehenen Zellen (*Bm*) stimmen ihrer Lage und ihrem Bau nach mit den Blastomeren überein und zeichnen sich nur durch einen etwas eigenthümlichen Bau ihrer Kerne von den letzten aus. Die kleineren verhalten sich zu den ersten, wie die Gonoblasten zu den Blastomeren bei anderen Salpen und können demgemäß als Gonoblasten resp. Follikelzellen angesehen werden.« Die Beschreibung entspricht vollständig dem Stadium, das bei mir in Fig. 34 wiedergegeben ist, mit dem Unterschiede jedoch, dass die primären Blastomerenkerne hier gar nicht vorhanden sind, da sie sich von dem Dotterplasma schon längst abgetrennt und eine ganze Nachkommenschaft von Zellen gebildet haben, die sich mit den Gonoblasten vermischt haben. Was aber Salensky als Blastomerenkerne bezeichnet, sind schon keine Kerne mehr, sondern einzelne Dotterplasmabildungen, die von einem hellen Hofe (vielleicht eine künstliche Erscheinung) umgeben sind. Salensky hat schon erwähnt, dass in diesem Stadium eine neue spaltförmige Follikelhöhle auftritt, welche die Follikelwand von der Embryonalzellenmasse scheidet. — Zu gleicher Zeit muss ich erwähnen, dass das Dach der Bruthöhle in Zellen zerfällt (*p.d*), die schon der Embryonalzellenmasse keinen Widerstand mehr dagegen leisten, in die Bruthöhle hineinzudringen.

Das nächste Stadium, das ich beobachtet habe, ist in Fig. 35 gezeichnet. Der Unterschied vom früheren ist bedeutend und äußert sich hauptsächlich darin, dass die Embryonalzellenmasse wieder zwei verschiedene Arten von Elementen zeigt. Die einen bilden, wie gesagt, das Gewölbe des Raumes, das von einer grobkörnigen Zellenmasse erfüllt ist. Das Gewölbe besteht aus Zellen, die ziemlich compact an einander liegen, und deren Kerne eine Neigung zur Desorganisation äußern. Ganz anders verhalten sich die Kerne der grobkörnigen Zellenmasse; sie bilden den eigentlichen Keim aus, der

auf dem folgenden Schnitt (Fig. 36) mit *emb* bezeichnet ist. Über diese Zellen äußert sich Salensky mit vollem Rechte so: »Sie sind so charakteristisch, dass man sie an gefärbten Präparaten mit den übrigen Zellen gar nicht verwechseln kann. Sie heben sich durch ihre kugelförmige Gestalt und durch einen stark lichtbrechenden Kern von den umgebenden Zellen sehr scharf ab.« Salensky wirft die Frage auf, woher diese Zellenmasse stammt, bringt sie aber nicht zur Entscheidung. Mir scheint es sicher zu sein, dass diese Zellen im Follikel entstehen und in die Bruthöhle gelangen, aber ob es Abkömmlinge von Blastomeren oder ob es Gonoblasten sind, das weiß ich nicht. Jedenfalls lässt sich, da viele Gonoblasten (*gn.bl* in Fig. 35) zu Grunde gehen, vermuthen, dass die in Rede stehenden Zellen von den Blastomeren abstammen und keine Gonoblasten sind.

Ganz eigenthümlich und höchst sonderbar sind die ersten Entwicklungsstufen bei *Salpa Tilesii*. Die Segmentation habe ich hier nicht gesehen, und das früheste Stadium, das ich zur Disposition gehabt habe, ist in Fig. 37 abgebildet. Es ist ein Follikel, der beiderseits in einen alle Embryonen verbindenden Kanal übergeht. Zu dieser Zeit erscheint der Kanal fast gänzlich atrophirt. Das ganze Gebilde enthält dreierlei Elemente: 1) zwei helle Zellen (*emb*), die beisammen liegen und große blasige Kerne mit Kernkörperchen und Chromatinkörnern besitzen, 2) große grobkörnige Kugeln (*Bl*), worin man keine Kerne mehr unterscheiden kann, und 3) vereinzelte kleine Zellen, die hauptsächlich an der Peripherie liegen und auch in den centralen Theil des Follikels hineindringen. Es fragt sich also: wie sind alle diese Theile zu erklären? Kaum kann es einem Zweifel unterliegen, dass die hellen großen Zellen dauernde Blastomeren sind, aus denen der Keim entsteht, die grobkörnigen Kugeln (*Bl*) sind zu Grunde gehende Blastomeren, die dem Keim als Nährmaterial dienen, die freien kleinen Zellen endlich sind Follicularelemente, Gonoblasten, die sich von der Follikelwand abgetrennt haben. Die weitere Ausbildung besteht in einer Vermehrung der dauernden Blastomeren, die in Fig. 38 einen ganzen Haufen von hellen Zellen bilden.

Mit der Ausbildung des Embryos, bevor sich die Keimblätter differenziren, entstehen mehrere accessorische Theile, die als Schutzeinrichtungen anzusehen sind und gar nichts mit der eigentlichen Embryogenese zu thun haben. Während dieser 2. Periode bleibt der Keim unverändert, und erst nach der Ausbildung der Schutztheile fängt seine Entwicklung wieder an. Ich muss gestehen, dass zwischen Fig. 38 und der nächsten eine Lücke existirt, und desswegen kom-

men gewiss einige Details vor, die noch zu erklären sind. Jedenfalls sehen wir in Fig. 39, dass der Follikel (der Schnitt hat den eigentlichen Keim nicht getroffen) von einer Ringfalte umgeben wird, die mit der Faltenhülle der übrigen Salpen zu identificiren ist. Zwischen beiden Schichten dieser Falte giebt es eine Gallertsubstanz voll freier Zellen. Im Boden dieser Falte, gerade dort wo der Follikel angeheftet ist, befindet sich eine Verdickung, die aus einer lockeren Zellenmasse besteht. In diesem Stadium habe ich keine weitere Veränderung dieser Masse gefunden, aber etwas später hat sich eine obere Schicht und ein innerer Zellenhaufen differenzirt (Fig. 40). Dieser Haufen steht in Communication mit dem inneren Raum, worin der Follikel liegt, durch einen Canal (*kl*), und durch diesen wandern vielleicht freie Zellen und mischen sich dem Follikelinhalte bei. — Je weiter desto mehr wird der Follikel umwachsen, und desto mächtiger werden die Falten, die sich schornsteinartig emporrichten (Fig. 41). Außen bekommen sie verschiedene Auswüchse, die wie Zotten aussehen; innen wird die Gallertmasse mächtiger, und ihrer Entwicklung kann man einigermaßen die Verengerung des inneren Canales zuschreiben, der zu dem Follikel führt. In diesem Stadium stellt das ganze Gebilde einen Cylinder vor, an der Basis mit einem Raum, der sich durch einen Canal nach außen öffnet; an diesem Canale muss man also eine innere und eine äußere Öffnung unterscheiden. Wir müssen uns vorstellen, dass die Ränder der inneren Öffnung immer mehr und mehr ins Innere ragen (*rd*) und den Follikel umgeben, der sich also wie in einem Trichter befindet. Letzterer besteht aus zwei Zellschichten und kann als Placenta angesehen werden.

Auf einem etwas späteren Stadium (Fig. 42), wo der Schnitt etwas schräg geführt ist, unterscheiden wir die innere follieuläre Masse, die schon einer umgebenden Scheide entbehrt und uns alle früheren Theile erkennen lässt. Auf diesem Schnitte sehen wir, dass die basale Zellenmasse Elemente liefert, die sich dem Follikelinhalte beimischen. Die Placenta erscheint hier wie ein Löffel (der innere Canal ist nicht getroffen), der ins Innere hineinragt.

Weiter bemerken wir, dass das ganze Gebilde beträchtlichen Umgestaltungen unterworfen wird. Wir müssen uns nämlich vorstellen, dass sein apicaler Theil mit der äußeren Öffnung sich nach unten umbiegt, was den Canal bedeutend verlängert (Fig. 43). Zugleich erweitert er sich bedeutend in die Quere, und die äußere Öffnung sieht wie eine Spalte aus, die von zwei bogenartigen Lippen

umgeben wird. Die eigentliche Placenta verlängert sich ebenfalls und sieht auf dem Schnitte wie eine Zange aus, welche die embryonale Zellenmasse einschließt. Ich möchte noch betonen, dass sich zwischen der Schicht der Placenta und auch in der Dicke der Lippen der äußeren Öffnung reichliche Blutgefäße voll Blutkörperchen verzweigen. Das nächste Stadium, das ich besitze (Fig. 44), zeigt keine bedeutenden Veränderungen; das Einzige, was vielleicht zu erwähnen wäre, ist das Vorkommen von besonderen ziemlich großen Zellen, welche die Öffnung der zangenartigen Placenta zuschließen und eine Masse bilden, die mit dem Incubationspfropf von *S. bicaudata* zu vergleichen wäre. Dass die Zange als Placenta anzusehen ist, geht daraus hervor, dass die ganze embryonale Masse einem Punkte ihrer inneren Oberfläche angeheftet ist, und zwar gerade dort, wo sich der Keim (*emb*) befindet.

Was die frühere Masse des übrigen Follikels betrifft, so scheint sie bedeutend desorganisirt zu sein; ihre Zellen sind fast zerfallen, die Kerne liegen entweder einzeln oder sind in der Art verändert, dass man sie nur an den Resten des Chromatins erkennen kann. Von den grobkörnigen Kugeln sind nur wenige geblieben, und ihre Zellennatur ist gar nicht mehr zu erkennen. — Obgleich ich die weitere Entwicklung nicht zu beobachten Gelegenheit gehabt habe, so bleibt mir doch keine andere Vermuthung übrig, als dass der definitive Embryo sich ganz und gar aus den übrig gebliebenen und nicht veränderten Blastomeren entwickeln wird. Wenn wir uns der frühesten embryonalen Erscheinungen der von mir beobachteten *S. bicaudata* und *Tilesii* erinnern, so sehen wir, wie es überaus leicht ist, eine falsche Erklärung von dem ganzen Processe zu geben: urtheilt man nach Fig. 34 bei *S. bicaudata* und Fig. 39 und 41 bei *S. Tilesii*, so kann man mit vollem Recht den Schluss ziehen, dass die Blastomeren für die Embryogenesis nur als Nährmaterial Bedeutung haben, und dass der ganze Aufbau auf den Gonoblasten basirt. Im Großen und Ganzen treffen wir hier in einer natürlichen Weise dieselbe Erscheinung an, welche H. Driesch künstlich bei den Embryonen hervorgerufen hat, nämlich die partielle Entstehung des Organismus ohne die vollständige Betheiligung des ganzen fragmentirten Eies.

Wie schwer es überhaupt ist, einen sicheren Standpunkt in dieser Frage einzunehmen, ist am besten bei *S. zonaria* zu sehen, wenn man entweder nach den späteren Stadien sein Urtheil fällt oder das entscheidende Stadium übersehen hat. Meine eigenen Beobachtungen

an dieser Salpe erstrecken sich leider auf ein ungenügendes Material. So zeigt uns Fig. 45 den sogenannten Epithelhügel, der aus einem bedeutenden Keime besteht und viel größer als bei den anderen Salpen ist.

Der eigentliche Follicularkeim besteht hier aus einer Gonoblastenmasse, in der viele Blastomeren eingeschlossen sind; einige von diesen besitzen noch Kerne, die anderen haben sie schon verloren. Die Größe der Blastomeren ist auch verschieden, da einige, überhaupt jene, welche der Kerne entbehren, schon von der umgebenden Masse verzehrt sind. Das Plasma der Blastomeren enthält fettartige Einschlüsse in Form von Nadeln, die eine bestimmte Stellung haben, indem sie um den Kern radiär angebracht sind. Außerdem haben einige Blastomeren äußerlich eine glänzende Auflagerung, wie eine Mondsichel. Die äußeren Zellen des Follikelkeimes (das zukünftige Ektoderm ausgeschlossen) haben eine prismatische Form; ihnen liegt dicht die primäre Follicularhöhle an, die bald verschwindet und, wie die Figur angiebt, von plasmatischen Strängen durchzogen ist. Aber was hier hauptsächlich zu bemerken ist, ist der Zellenstrang, der den Keim durchzieht und halbirt. Wenn in Fig. 45 die obere Hälfte etwas kleiner aussieht, als die untere, so rührt das von der etwas schiefen Richtung des Schnittes her, sonst erscheinen die beiden Hälften gleich groß, und in beiden ist eine bestimmte Anzahl von Blastomeren eingeschlossen. Der erwähnte Zellenstrang besteht aus wenigen langen Zellen mit länglichen Kernen. An der Stelle dieses Stranges, oder besser zwischen den ihn bildenden Elementen, entsteht eine Spalte, die spätere Athemhöhle. Außerdem werde ich noch beifügen, dass die Blutknospe schon am Keime existirt, aber auch von dem Schnitte nicht getroffen ist. Auf dem nächsten Stadium vereinigt sich das künftige Ektoderm (Ektodermkeim) mit der übrigen Keimmasse (Fig. 46). Der Hauptunterschied dieser Entwicklungsstufe von den früheren besteht in dem Vorhandensein einer Placenta, welche aber etwas anders gebildet ist, als bei den übrigen Salpen: die Faltenhülle kommt ja bei *Salpa zonaria* nicht vor, es giebt keine untere und obere Falte; da aber die Wände der Placenta eine Fortsetzung des Ektodermkeimes sind, so können wir diese als homolog der unteren hämalen Falte ansehen. Wie bei *Salpa fusiformis* bildet die Placentahöhle einen Blutsinus, der von oben von dem Placentadach begrenzt ist; dieses Gebilde ist nach Analogie mit den übrigen Salpen als Rest der unteren Follikelwand zu betrachten. In der Mitte des Placentadaches entspringt die Blutknospe, die in unserem

Falle doppelt aussieht. Die Grenzen zwischen dem Dache der Placenta und deren Seitenwänden sind nicht schwer zu bestimmen. Die Structur der inneren Masse des Keimes ist ziemlich wie früher; die Zahl der Blastomeren hat sich jedoch etwas vermindert. Charakteristisch erscheint wieder die Anlage der Athemhöhle, die schon aus zwei Reihen Zellen gebildet ist. In diesem Stadium erscheinen noch zwei quere Zellenreihen, die zu der Längsreihe unter einem spitzen Winkel stehen und diese mit der Peripherie des Embryos zu verbinden scheinen. Wir sind dabei im Stande, alle drei Keimanlagen zu unterscheiden. Der Ektodermkeim, der, wie wir schon früher erörtert haben, vollständig dem Mutterkörper angehört, ist die Ektodermanlage, die drei erwähnten Zellreihen stellen die Entodermanlage vor, und alles Übrige, alle Gonoblasten zwischen dem vermeintlichen Ektoderm und Entoderm bilden das Mesoderm. Die Mesoblastzellen sind im Keime sehr unregelmäßig vertheilt: gerade im Centrum, zwischen den zwei queren Zellreihen sind sie locker, an der Peripherie hingegen zusammengedrängt. Um die Bedeutung der Querreihen zu bestimmen, müssen wir uns einem späteren Stadium zuwenden, das in Fig. 47 abgebildet ist. Wir treffen hier ungefähr dieselben Eigenthümlichkeiten wie früher. Als etwas Besonderes ist hier die Querspalte zu erwähnen, die horizontal den Keim durchzieht und Erweiterungen — vielmehr Höhlungen — an den beiden Enden bildet. Die rechte Höhlung (*N.h*) stellt die Anlage des Nervensystems vor und besitzt eine dreieckige Form, die linke (*At.h*) ist die Athemhöhle. Die Ränder der Spalten sind von Zellen ausgekleidet, die sich zu Reihen anordnen. Das angelegte Nervensystem entspricht der rechten Querreihe. Meridional giebt es auch eine Spalte wie eine Sichel mit ganz regelmäßig angeordneten Zellen. Diese Spalte repräsentirt die künftige Cloake (*Cl*). Die Ektodermanlage überzieht den Keim vollständig[1]. Die Blastomeren erscheinen sehr degradirt: nicht alle besitzen Kerne. Es ist hier noch zu erwähnen, dass den Blastomeren sich lange Zellen anschmiegen, deren Kerne sich mit Anilinfarben (z. B. mit Safranin) viel stärker färben. Ich kann diese Zellen nicht auf die Blastomeren zurückführen, da diese schon zu degradirt sind, um noch fortpflanzungsfähig zu sein. Das verschiedene Aussehen der Zellen mag der größeren Nähe ihrer Nahrung (Blasto-

[1] Weitere Untersuchungen an *S. democratica* und *punctata* haben mich davon überzeugt, dass dieses Ektoderm ein provisorisches Gebilde ist und abgeworfen wird; wahrscheinlich ist dies auch bei *zonaria* der Fall, aber bedeutend später als bei *d.* und *p.* (Zusatz bei der Correctur.)

meren) zugeschrieben werden. Ob diese Zellen eine besondere Bedeutung für die folgenden Processe haben, kann ich nicht mit Bestimmtheit sagen, glaube es aber kaum. Das folgende Stadium (Fig. 48) zeigt uns die Anlage der Organe in einer viel charakteristischeren Form. Die horizontale Spalte hat sich in die geräumige Athemhöhle (*At.h*) verwandelt, die sich nach oben bogenförmig erweitert. Diese Erweiterung besitzt eigene, vollständig abgeschlossene Wände aus Cylinderepithel — es ist das Nervensystem (*N.h*). Die künftige Cloake (*Cl*) hat eine bohnenförmige Gestalt. Was überaus sonderbar erscheint, ist die Verbindung des Nervensystems durch lange Zellen mit dem Ektoderm, und die der Cloake in derselben Weise mit der Athemhöhle. Zahl und Größe der Blastomeren haben sich sehr verkleinert.

Ohne mich eingehend über die Entstehung aller Organe der Salpe zu äußern, was der Zweck meiner nächsten Arbeit sein wird, werde ich hier nur kurz eine der folgenden Entwicklungsstufen von *Salpa zonaria* erwähnen (Fig. 49). Die äußere Form hat sich sehr verändert. Der Keim sieht nicht wie eine Warze aus, sondern hat die Form einer Tulpe angenommen, die mit einem dünnen Stiel dem Boden angeheftet ist. Die Athemhöhle ist sehr geräumig und findet sich mit dem Nervensystem vereinigt. Das Dach der Placenta (*Pl*) macht eine Ausbuchtung in sie hinein und besteht aus cylindrischen, dunkelkörnigen und saftigen Zellen. Die Wände der Placenta, oder anders gesagt ihr Stiel selbst, ist zweischichtig und wird innen von vereinzelten Zellen ausgekleidet, deren Ursprung derselbe zu sein scheint wie der der lymphatischen Zellen, die den inneren Placentaraum einnehmen, das heißt sie verdanken ihre Provenienz dem Zerfall der Blutknospe.

Eine genaue Beschreibung der späteren Stadien ist augenblicklich nicht meine Absicht, und so werde ich nur die Veränderungen erwähnen, die hauptsächlich äußerlich an *S. zonaria* zu sehen sind; sie sind auf Tafel 14 angegeben und beweisen, dass dabei eine ziemlich sonderbare larvale Form vorkommt. Fig. I zeigt uns eine successive Generation von Keimen, die sich im Äußeren ziemlich gleich sind und sich nur durch die Größe und die Anlage der Organe von einander unterscheiden. Im kleinsten Keime (ich möchte gern sagen — Knospe) ist die stielförmige Placenta schon angelegt und die Blutknospe auch vorhanden, die Athemhöhle bedeutend entwickelt. Der nächste Keim hat bereits die Placenta in die Athemhöhle hineingewölbt, wie im Längsschnitte ersichtlich wird. Je weiter, desto größer wird der Keim, und seine Athemhöhle sieht wie aufgebläht aus. Am größten Keime ist schon der Mund angelegt, und daneben

muss das Ganglion liegen, und von diesem Punkte aus wächst die Kieme durch die Athemhöhle hindurch. Der nächste Keim (Fig. II) zeigt die Entstehung des Elaeoblastes, das als ein seitlicher, dem stumpfen Mundkegel entsprechender Auswuchs erscheint, dessen innere Masse blasig aussieht. Das Elaeoblast ändert die Form des Keimes bedeutend und nimmt ihm die Symmetrie. Gerade über dem Elaeoblaste ist die eben erst entstandene Cloakalöffnung zu erwähnen. In ihrer Nähe, und sich ins Innere des Elaeoblastes richtend, entsteht der Darmcanal, der entsprechend den Beobachtungen von Salensky sich anfänglich als ein blinder Auswuchs der Athemhöhle anlegt, sich dann aber umbiegt und wieder nicht weit von seinem Ursprunge in die Athemhöhle einmündet. Entsprechend dem Darmcanale, aber unter ihm, legt sich das Pericardium mit dem Herzen als ein solider, etwa bohnenförmiger Körper an. In diesem Stadium sind von außen die Muskelreifen schon gut sichtbar. Die Placenta bildet eine umfangreiche Kugel, die in den Embryo hineinragt.

Das nächste Stadium (Fig. III) manifestirt eine noch größere Abweichung von der anfänglichen Knospenform, und wenn man überhaupt eine Symmetrie sucht, so wird sie ganz verschieden von der früheren sein: sie war bei der Knospenform vertical, hier ist sie horizontal geworden. Früher musste ein Schnitt, um den Keim genau zu halbiren, entweder vertical oder transversal geführt sein, jetzt darf er nur die horizontale Richtung haben. In diesem Stadium hat der Keim eine längliche Form, wie ein *Doliolum*, angenommen, und seine Längsachse ist viermal so groß wie seine Querachse. Was das Äußere dieser Larve so bedeutend ändert, ist der Schwanz, der eine in eine Spitze ausgezogene Keule darstellt (Fig. IV). Die Placenta wird nun allmählich resorbirt. Lateral und innen verläuft ein opaker Streifen (Fig. III), der sich an jeder Seite der Placenta hinzieht und um diese so zu sagen umbiegt. Am vorderen Ende vereinigen sich diese Streifen dicht am Munde, hinten richten sie sich gegen einander, berühren das Pericardium und verlieren sich in ihm. Es sind die beiden Hälften des Endostyls, welche separat untersucht als zwei Wülste erscheinen und erst nach der Vereinigung die beiden Ränder eines rinnenförmigen Organs bilden.

Endlich kommt nach dem allmählichen Schwinden des Schwanzes die ausgebildete Form der *S. zonaria* zum Vorschein, deren Abbildung nur in einer wenig verbreiteten Schrift von Traustedt[1]

[1] M. P. A. Traustedt, Bidrag til Kundskab om Salperne. in: Danske Vid. Selsk. Skrift. (6) 2. Bd. 1885.

angegeben ist. Da aber die Figur wahrscheinlich nach conservirtem Material gemacht ist (die Muskelreifen scheinen künstlich contrahirt zu sein), so habe ich es für richtig gehalten, meiner Arbeit eine Abbildung der beiden Formen (Ketten- und Solitärform) nach dem Leben beizugeben (Fig. V und VI). Die Charaktere sind von Carus (Prodromus faunae mediterraneae 2. Bd. 1889—93 pag. 494) in folgender Weise angegeben: *S. cordiformis-zonaria*. Quoy et Gaim.-Pall. (*S. polycratica* Forsk.). Prol. greg.: 50 mm long.; aperturae in dorso sitae, musculi corporis 6 paralleli, lati, omnes in medio ventre interrupti, primus etiam in medio dorso: prol. solit.: 65 mm long.; apertura cloacalis in dorso, extremitas postica corporis spina breviconica acuminata terminata, musculi corporis 6, latissimi, paralleli, in medio dorso et medio ventre interrupti. Es ist aber in der Kettenform auch der 2. Muskelreif dorsal unterbrochen (Fig. V).

4. Metagenesis.

Wenn der Embryo von *S. zonaria* wie ein *Doliolum* aussieht, kommt an ihm ein Gebilde vor, das ich hier noch kurz besprechen muss: mit dem Pericardium dicht verbunden entwickelt sich der Stolo, dessen Anlage in Taf. 16 Fig. 50 abgebildet ist. Als Ausgangspunkt der Anlage dient ein runder Knopf, welcher dem Pericardium der Einzelsalpe aufliegt und mit einem bedeutend größeren, sich seitlich krümmenden und am Ende ziemlich stark aufgetriebenen birnförmigen Fortsatz verbunden ist. Der Knopf besteht aus Zellen verschiedener Größe, unter denen große innere Elemente zu unterscheiden sind. Diese gehen in den birnförmigen Körper über und bilden seine Achse. Einzelne Zellen sind nichts Anderes, als künftige Eier. Wenn wir einen Schnitt des Knopfes ansehen (Fig. 51), so finden wir schon angelegte Eier (*E*) und kleinere Zellen, die sich in die äußere Schicht des Genitalstranges fortsetzen und theilweise zur Ausbildung der männlichen Geschlechtsproducte dienen. In dieser Weise finden wir, dass die Geschlechtsproducte in der solitären Form schon angelegt sind — ein Umstand, welcher die Metagenesis der Salpen in einem ganz anderen Lichte erscheinen lässt.

Da die Frage nach der Metagenesis der Tunicaten in der letzten Zeit vielfach discutirt worden ist, und die verschiedenen Meinungen darüber schon mehrere Male erwähnt worden sind, so werde ich mich in Betreff der Litteratur ganz kurz fassen. In der Erklärung der exclusiven Geschlechtsverhältnisse der Salpen kommt Brooks den

Thatsachen ziemlich nahe, indem er die solitäre Salpe als eine Geschlechtsform annimmt, und zwar als ein Weibchen, während die Kettenformen Männchen sind, denen in exclusiver Weise die weiblichen Genitalzellen verliehen sind. Über diese Anschauung äußert sich Seeliger[1] mit vollem Rechte so: »Da aber aus der gleichen Anlage, aus welcher das Ovarium sich bildet, auch der Hoden der Kettenform entsteht, erscheint es gerade der Speculation zu Liebe, wenn Brooks diesen als der Kettenform, jenes als der Solitärform zugehörig betrachtet. Bei consequenter Anschauungsweise müsste er die Solitärform als hermaphroditisch, die Kettenform als ungeschlechtlich ansehen.« Theoretisch befand sich Seeliger zwar auf dem richtigen Wege, aber seine ungenauen Beobachtungen, nach denen er das eigentliche Mesoderm des Stolo als indifferentes, embryonales Material ansah, haben ihn irre geleitet.

Den von mir erörterten Thatsachen entspricht am meisten ein der umfangreichen Schrift von Weismann[2] über Hydroiden entnommener Satz. Er sagt nämlich, der Generationswechsel der Salpen sei in einem anderen Sinne zu verstehen, »wenn nachgewiesen würde, dass die im Stolo enthaltenen Eizellen in einer phyletischen Periode in der Amme selbst lagen und reiften, oder kürzer, dass sie früher der Eierstock der solitären Salpe waren und im Laufe der Entwicklung aus ihr heraus gerückt sind«. Dies ist gerade der Fall bei *Salpa zonaria*: der Knopf ist ein wahrer Keimstock der solitären Form. Dabei sehe ich keinen Grund zu der Annahme für die Salpen, welche Weismann für die Hydroiden macht, dass der Eierstock ursprünglich sich in den Kettenformen angelegt habe und dann immer mehr gewandert sei, bis endlich die Keimstätte in die solitäre Salpenform hineinkam. Besäße die Kettenform ihre eigene Keimstätte, so wäre es unverständlich, warum die Genitalien sich nicht als einzelne Inselchen angelegt hätten, sondern einen gemeinsamen Strang bilden, dessen Ausgangspunkt der erwähnte knopfförmige Körper (Fig. 50, 51) der solitären Salpe ist.

Es ist schon angenommen worden, dass die allerälteste Tunicatenform ein freischwimmendes, einer *Appendicularia* ähnliches Wesen war, das keine ungeschlechtliche Fortpflanzung besaß, und dass letztere erst nach der Veränderung der Lebensweise (die freischwim-

[1] O. Seeliger, Die Entstehung des Generationswechsels der Salpen. in: Jena. Zeit. Naturw. 22. Bd. 1888. pag. 403.

[2] A. Weismann, Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen. Jena 1883. pag. 294.

mende ging über in eine sessile) entstand. Diese neue Art der Fortpflanzung befand sich in Opposition mit der geschlechtlichen, da sie eine Arbeitstheilung einzuführen und die geschlechtliche Function auf das neue, durch Knospung entstandene Geschöpf zu übertragen strebte; da aber dies nicht mit einem Mal geschah, so entstanden Organismen, die sich zu gleicher Zeit geschlechtlich und ungeschlechtlich fortpflanzten. Gleiche Beispiele treffen wir bei einigen Synascidien. Die ungeschlechtliche Vermehrung — Knospung — besitzt hier noch eine morphologisch ganz primitive Form: es werden ganze Stücke des Postabdomens abgetheilt und weiter entwickelt. Bei den Salpen ist die solitäre Form, wie ich schon gesagt habe, eine hermaphroditische Geschlechtsform, deren Keimanlage (knopfförmiger Körper) möglicherweise in uralter Zeit fähig war, direct reife Geschlechtsproducte zu liefern. Da aber die Productionsfähigkeit bei den Salpen höchst gering ist, und größtentheils jede Salpe nur ein Ei liefert, so ist ein Stolo entstanden, der in intensivster Weise die Erhaltung der Art besorgte. Es konnte wohl sein, dass bei den uralten Salpen (solitäre Form) die directe Ablage der Eier dabei auch beibehalten wurde, aber wegen des zu geringen Nutzens in Wegfall gekommen ist. Sogar die Keimzellen gelangen, ehe sie reif werden, in den Stolo, und nur bei der *S. zonaria* trifft man in der Keimanlage der solitären Form ausgebildete Eier (Fig. 51), deren Vorhandensein auf die frühere selbständige Geschlechtsthätigkeit hindeutet. Bei der Ausbildung des Stolo wird die Keimanlage der solitären Form ganz und gar absorbirt.

Bei den Synascidien muss dieser Process nach demselben Princip vor sich gegangen sein, das heißt, die entstandene Knospe oder das Postabdomen als Stolo absorbirt nur einen Theil der Keimanlage, die möglicherweise wie eine einfache Agglomeration von Mesoderm aussieht; der andere Theil dieser Anlage wird reif und functionirt wie gewöhnlich. Bei ihnen spielt dieser Process keine untergeordnete Rolle, wie bei den Salpen, da jedes Individuum eine bedeutende Neigung zur Eiablage besitzt, also von besonderer Wichtigkeit zur Erhaltung der Art ist; desswegen ist auch die Knospung bei ihnen gar nicht so intensiv, wie bei den Salpen. Den Beobachtungen von Hjort[1] gemäß scheinen die Geschlechtsproducte auch, wie bei den Salpen, nicht in dem knospenden Individuum zu entstehen, sondern

[1] J. Hjort, Über den Entwicklungscyclus der zusammengesetzten Ascidien. in: Mitth. Z. St. Neapel 10. Bd. 1893. pag. 584 ff.

von dem Mutterthier in die Knospe gebracht zu werden, und zwar schon in einem entwickelten Stadium, also als wahre Eier. Einiges scheint dieser Theorie zu widersprechen: so entstehen z. B. bei den Pyrosomen, den schönen Beobachtungen von Salensky[1] gemäß, die Genitalzellen in den vom Cyathozoid knospenden Ascidiozoiden, aber diese Entstehung verdankt ihren Ursprung Mesodermzellen, welche vom Cyathozoid ins Ascidiozoid übertragen sind. Die Keimzellen sind also hier auch nicht in dem knospenden Organismus, sondern in dem Mutterorganismus entstanden und den Knospen nur zeitweilig bis zu ihrer Reifung verliehen. Der Unterschied beruht nur in der Zeit, wann die Keimzellen verliehen werden: in dem einen Falle (Hjort) als reife Eier, im anderen (Salensky) als einfache Mesodermzellen.

Bei den Tunicaten kommt es in der Geschlechtsthätigkeit zu einer Arbeitstheilung, aber nicht im Sinne von Leuckart, das heißt nicht in der Art, dass die geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung verschiedenen Individuen und Generationen anvertraut sind, sondern in der Art, dass die eine Generation die Keimzellen nur hervorbringt (geschlechtlich und ungeschlechtlich zu gleicher Zeit), ohne sich um ihr Schicksal zu bekümmern, die andere sie nur pflegt. Die Keimzellen entstehen ausschließlich in der ersten Generation, die desswegen als Keimthier, **Gonogen**, zu bezeichnen ist, die zweite Generation ist, da sie absolut keinen Keimstoff (oder besser Keimplasma) erzeugt, also nur ein Pflegethier (wahre Amme); sie sei von mir als Brutthier, **Gonotroph**, bezeichnet. In diesem Sinne kann man hier die frühere Bezeichnung der Abwechslung von zwei Generationen als Metagenesis beibehalten. Die Arbeitstheilung erscheint in diesem Sinne viel completer als bei der früheren Bedeutung[2].

---

[1] Salensky, Beiträge zur Embryonalentwicklung der Pyrosomen. in: Z. Jahrb. Morph. Abth. 5. Bd. 1891 pag. 1.

[2] Bei vielen Synascidien sind die Geschlechtsverhältnisse dadurch verfälscht, dass das »Gonogen« seine Keimzellen, wie gesagt, nicht gänzlich dem »Gonotroph« abliefert, sondern selbst sie bis zu der Reife pflegt und also auch als Gonotroph anzusehen ist. Diese Eigenthümlichkeit hat die morphologische Verschiedenheit der zwei Generationen gänzlich vernichtet.

Erklärung der Abbildungen

auf Tafel 14—16.

Ath Athemhöhle
Bl Blastomere
Bt.h Bruthöhle
Bt.k Blutknospe
Bt.s Blutsinus
Cl Cloake
Ct Cuticula
D Darm
Dch Dach der Placenta
E Ei
ec Ektoderm
Ec.k Ektodermkeim
el Elaeoblast
emb Embryo
en Entoderm
ep.h Epithelialhügel
F Falte, die zur Ausbildung des Nervensystems führt
Ff Follicularfortsatz
F.h Faltenhülle
ft.k Fettkügelchen
g.an Genitalanlage
gn.bl Gonoblasten
g.s Zellen, aus denen sich die Spermatozoen bilden
Hz Hügelzellen
Kc Kalymmocyten
kl Canal
Kz Keimzellen
L Leukocyten
m Schleimschicht
ms Muskelanlage
mz Mesodermzellen
N Nervenrohr
N' Nervenstrang
Nh Nervenhöhle
nph Nephrocyten
Od Oviduct
pbr Peribranchialröhre
Pc Pericardium
per Pericardialröhre
pd Abkömmlinge der Bruthöhlenwand
p.fh primäre Follicularhöhle
Ph Phagocyten
Pl Placenta
rd Falten um den Embryo
Sch Scheide des Placentalraumes
Sch.g schwammiges Gewebe des Elaeoblastes
t Tunica.

Tafel 14.

Fig. I. Fünf Embryonen von *S. zonaria* in verschiedenen Entwicklungsstufen. 30mal vergrößert.
Fig. II. Die nächste Entwicklungsstufe derselben Salpe mit der Ausbildung des Elaeoblastes. 30mal vergrößert.
Fig. III. Doliolumähnliches Stadium von der Seite gesehen. 30mal vergrößert.
Fig. IV. Das folgende Stadium von dem Bauche gesehen. 20mal vergrößert.
Fig. V. Kettenform von *S. zonaria*. Natürl. Größe.
Fig. VI. Solitäre Form. Natürl. Größe.

Tafel 15.

Ungefähre Vergrößerungen: Fig. 7, 19—22 100mal, 8 150mal, 1, 2, 9, 10, 12, 13, 24, 25 200mal, 16—18 300mal, 3—6, 23 400mal, 11, 14, 15 600mal.

Fig. 1. Querschnitt des Stolons von *Salpa zonaria*.
Fig. 2. Querschnitt des Stolons von *S. fusiformis*.
Fig. 3. Erste Anlage des Stolons von *S. democratica*.

Fig. 4. Weitere Stufe bei derselben Salpe.
Fig. 5. Der Stolo (*S. democratica*) hat sich schon bedeutend entwickelt, und der Nervenstrang hat sich angelegt.
Fig. 6. Der nächste Schnitt derselben Stufe.
Fig. 7. Erste Anlage des Stolons von *S. democratica.*

Fig. 8. Das ausgebildete Elaeoblast von *S. pinnata* mit dem Epithelhügel im Grunde.
Fig. 9. Genitalstrang von *S. pinnata.*
Fig. 10. Das innere Plasmanetz des Elaeoblastes und lymphatische Zellen der Peripherie von *S. pinnata.*
Fig. 11. Einzelne Zellen des Elaeoblastes.
Fig. 12. Die Hügelzellen (*Hz*) und das Eindringen ihrer Elemente in die inneren Elaeoblastzellen.
Fig. 13. Nephrocyten von *S. pinnata.*
Fig. 14. Die Veränderung, welche die inneren Zellen des Elaeoblastes erleiden.
Fig. 15. Erscheinungen der Phagocytose bei *S. pinnata.*
Fig. 16. Eine Seite der Placenta von *S. pinnata* mit der ihr sich anschmiegenden Faltenhülle *f.* An dieser Stelle wandern Phagocyten aus der Placenta in den Blutsinus. *Z* große Zellen, welche die seitlichen Theile der Placenta bilden.
Fig. 17. Die gegenüberliegende Seite derselben Placenta. Im Blutsinuse heftige Cythophagie; in der Plasmaschicht des Placentadaches eine Nephrocyte.
Fig. 18. Blutknospe von *S. pinnata.*

Fig. 19, 20, 21 und 22. Verschiedenes Verhalten eines sich ausbildenden Eies von *S. bicaudata* zur definitiven Bruthöhle.
Fig. 23. Längsschnitt eines reifen Eies von *S. bicaudata* mit Eileiter und Bruthöhle.
Fig. 24. Eistiel von *S. zonaria* mit den 4 Eizellen.
Fig. 25. Dasselbe Object etwas jünger, wenn die Eizellen noch eine gemeinsame Hülle haben.

Tafel 16.

Ungefähre Vergrößerungen: Fig. 43, 50 100mal, 49 150mal, 39, 41, 42, 44—48, 51 300mal, 32 450mal, 34—38, 40 600mal, 26—31, 33 800mal.

Fig. 26. *S. bicaudata.* Das Ei bildet 4 Blastomeren.
Fig. 27. *S. bicaudata.* Die Blastomeren des Eies sind ganz unabhängig von einander.
Fig. 28. *S. bicaudata.* Die Blastomeren sind von den Gonoblasten umwachsen. Die primäre Follicularhöhle liegt seitlich.
Fig. 29. Das nächste Stadium in der Entwicklung von *S. bicaudata.*
Fig. 30. Die Zellen der Blastomeren theilen sich.
Fig. 31. Die Blastomeren bilden einen inneren Haufen; ihre Zellen sind in Theilung begriffen.

Fig. 32. Der Embryo wächst dem Postamente an. Die Zellen der Blastomeren theilen sich fortwährend.
Fig. 33. Theilung der Blastomerenzellen.
Fig. 34. Die Bruthöhle hat sich mit der Follicularhöhle vereinigt.
Fig. 35. Die Zellen, die den Embryo aufbauen, haben sich versammelt; die Gonoblasten gehen zu Grunde.
Fig. 36. Diese Zellen (Fig. 35) bilden eine compacte Masse.

Fig. 37. Follikel von *S. costata*. Die Blastomeren, die den Embryo bilden, sind von den übrigen leicht zu unterscheiden.
Fig. 38. Follikel von *S. costata*. Weitere Ausbildung der plastischen Blastomeren.
Fig. 39. Der Embryo von *S. costata* wird von der Faltenhülle umwachsen.
Fig. 40. Die Drüse, die im Grunde des Follikels von *S. costata* liegt.
Fig. 41. Die Ausbildung der Placenta von *S. costata*.
Fig. 42. Die kuppelförmige Placenta von *S. costata* ist ausgebildet.
Fig. 43. Der Canal, der in die innere Höhle führt, wo sich der Embryo von *S. costata* befindet, hat sich gekrümmt.
Fig. 44. Die embryonale Masse von *S. costata* ist der Placenta angewachsen.

Fig. 45. Keim von *S. zonaria*. Die primitive Höhle verschwindet.
Fig. 46. Keim von *S. zonaria*. Es sind quere Zellstränge zu bemerken, welche den Ort der Entstehung der Athemhöhle andeuten.
Fig. 47. *S. zonaria*. Weiteres Stadium. Athemhöhle, Nervenhöhle und Cloake schon angelegt.
Fig. 48. *S. zonaria*. Weitere Ausbildung der Organe.
Fig. 49. Ein bedeutend entwickeltes becherförmiges Stadium von *S. zonaria*. Die Placenta ragt in die Athemhöhle.
Fig. 50. Die Anlage des Genitalstranges des Stolons bei der solitären Form von *S. zonaria*.
Fig. 51. Querschnitt derselben Anlage (Knopf) von *S. zonaria*.

Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Synascidien.

1. Über die Entwicklung von *Diplosoma Listeri*.

Von

Prof. W. Salensky
in Odessa.

Mit Tafel 17—20 und 1 Zincographie.

Die vorliegenden Untersuchungen schließen an meine so eben erschienene Arbeit über die Metamorphose von *Distaplia* an (Morph. Jahrb. 20. Bd. pag. 419 ff.). Beide sind sie aus einem und demselben Gedanken entsprungen, nämlich aus dem, dass die Metagenesis der Tunicaten aus denjenigen Fortpflanzungsformen entstanden sei, bei denen die Larve die Fähigkeit hat, sich ungeschlechtlich zu vermehren. Die Ergebnisse meiner Untersuchungen an *Distaplia* haben mich in diesem Gedanken vollkommen befestigt. Sie haben mich namentlich davon überzeugt, dass in dem Entwicklungscyclus von *Distaplia* die Larve als Amme functionirt, indem sie in agamer Weise eine Reihe Knospen producirt und dann selbst zu Grunde geht. Wenn wir diese Ergebnisse an *Distaplia* auf andere metagenetische Thiere übertragen, oder vielmehr die Fortpflanzung von *D.* als Ausgangspunkt für die Interpretation der Metagenesis nehmen, so kommen wir zum Schluss, dass die Ammengeneration der metagenetischen Thiere der Larve der metabolischen homolog ist, und dass die Metagenesis (wenigstens der Tunicaten) aus der Metamorphose entstanden sein muss.

Unter den Synascidien giebt es bekanntlich andere Repräsentanten, bei denen die Larve oder der Embryo zur agamen Vermehrung befähigt zu sein scheint. Die erste Stelle unter ihnen nehmen

offenbar die Diplosomiden ein, die natürlich auch gleich meine Aufmerksamkeit auf sich lenkten. Unsere Kenntnis von der Entwicklung dieser Thiere ist zur Zeit ziemlich lückenhaft; trotzdem hat sich schon die Ansicht eingebürgert, dass der Zwillingsembryo durch die Knospung eines vorerst einfachen Embryos entstanden sei. Demgemäß müssen die Diplosomiden die meiste Ähnlichkeit mit *Distaplia* darbieten, und das hat mich um so mehr zur genauen Untersuchung ihrer Entwicklung bewogen. Die Resultate, zu denen ich gekommen bin, stehen zu dieser Auffassung negativ. Ich muss nämlich die Bildung des Zwillingsembryos auf andere Weise erklären, jedoch nimmt dies der Entwicklungsgeschichte der Diplosomiden keineswegs das Interesse, denn die beständige Bildung eines doppelten Embryos aus einem Ei lohnt schon an und für sich die Untersuchung. Wenn man aber die Entwicklung der Diplosomiden mit der der ihnen so verwandten, aber einen einfachen Embryo producirenden Didemniden vergleicht, so wächst dadurch das Interesse an ihren Entwicklungsvorgängen bedeutend. Die Entwicklung der Didemniden hat eine außerordentliche Ähnlichkeit mit der der Diplosomiden, und durch den Vergleich der Ontogenese dieser beiden Familien gewinnt man einen klaren Begriff vom Charakter der Fortpflanzung der Diplosomiden und von dem Weg, welchen sie bei ihrer Entstehung eingeschlagen hat. Ich bin durch meine Untersuchungen über diese beiden Synascidien zu dem Schluss gekommen, 1) dass die herrschende Ansicht über die Fortpflanzung der Diplosomiden durch die genaue Erforschung der Entwicklung nicht berechtigt erscheint, und 2) dass die Entwicklung der Diplosomiden und Didemniden in der Reihe der so mannigfaltigen Fortpflanzungsarten der Tunicaten ein abgeschlossenes Ganzes darstellt, welches zur Metagenesis nur in ziemlich entfernter Beziehung steht.

1. Historische Übersicht. Methodik. Eiablage.

Die Entdeckung der merkwürdigen Entwicklung der Diplosomiden verdanken wir MacDonald[1], welcher 1859 als *Diplosoma Raynerii* eine Synascidie beschrieb, die bei sonst einfachen Eingeweiden doppelte Kiemensäcke besitzen sollte. Die späteren Untersuchungen an den europäischen Diplosomiden haben gezeigt, dass

[1] J. D. MacDonald, On the anatomical characters of a remarkable form of compound Tunicata. in: Trans. Linn. Soc. London Vol. 22 1859 pag. 367 ff.

die Individuen der Colonie derselben in der That paarweise mit einander verbunden sind, aber jedes für sich einen eigenen Kiemensack und eigene Eingeweide haben, so dass die Angabe von MacDonald, welche eine Species aus Sydney betrifft, wahrscheinlich auf nicht ganz genauer Beobachtung beruht. Man muss desswegen Lahille[1] beistimmen, wenn er das MacDonald'sche *D. Raynerii* mit anderen Arten als *D. Listeri* vereinigt. Dabei muss man bemerken, dass das Vorkommen von Individuen, welche zwei Kiemensäcke bei sonst einfachen Eingeweiden besitzen, durch die eigenthümliche Art der Knospung sich erklären lässt und wohl beiden genannten Arten eigen ist.

MacDonald giebt in seinem Aufsatze eine kurze Beschreibung der Entwicklung der von ihm entdeckten Ascidie und hebt zunächst hervor, dass sich bereits in der Larve zwei Kiemensäcke und ein einfacher Eingeweidesack erkennen lassen. Er macht aber keinen Versuch, die Zwillingsnatur dieser Larven zu erklären, und lässt die Frage unentschieden, ob die beiden Kiemensäcke durch Knospung oder Theilung oder irgend einen anderen Vorgang entstanden sind.

Die drei Jahre später erschienenen Untersuchungen von Gegenbaur[2] haben die Angaben von MacDonald bedeutend erweitert. Gegenbaur beschreibt die Entwicklung eines *Diplosoma* (*Didemnum gelatinosum*) aus Helgoland und kommt darüber zu folgendem Schluss: »Es gehen aus einem einzigen Ei zwei anfänglich unter einander verbundene Individuen hervor, von denen das eine früher als das andere zur Ausbildung kommt, obgleich beide schon von Anfang an gleichzeitig angelegt waren« (pag. 164). Er betrachtet die Anlagen beider Einzelthiere als Knospen.

Viel bestimmter äußert sich Ganin[3] über die Natur der Fortpflanzung des *Diplosoma*; er sagt nämlich: »Aus einem Ei von *Didemnum* (*Diplosoma*) *gelatinosum* entwickelt sich Ein Embryo und Eine Larve, aus dieser aber zwei Ascidien. Diese zwei Individuen entstehen als Knospen auf dem Körper der Larve. Auf der Oberfläche der Hautschicht der Larve nämlich bilden sich vier Knospen, zwei Brust-

[1] F. Lahille, Recherches sur les Tuniciers des côtes de France. Toulouse 1890.

[2] C. Gegenbaur, Über *Didemnum gelatinosum* M. Edw. in: Arch. Anat. Phys. 1862 p. 149 ff.

[3] M. Ganin, Neue Thatsachen aus der Entwicklungsgeschichte der Ascidien. in: Zeit. Wiss. Z. 20. Bd. 1870 pag. 512 ff.; auch russisch in: Warschauer Univ. Nachr. 1870.

und zwei Bauchknospen, von denen später je zwei zu einem Individuum sich verbinden« (pag. 515). Die eben citirte Stelle von Ganin lässt die Frage über die Natur der Larve selbst unentschieden. Wenn die beiden aus dem Ei sich bildenden Individuen als Knospen auf dem Larvenleibe entstehen sollen, so fragt es sich doch: was soll denn der eigentliche Körper der Larve darstellen? Auf diese Frage antwortet Ganin in seiner russischen Schrift folgendermaßen: »der eigentliche Larvenkörper verwandelt sich in den Schwanz und in die anderen temporären (provisorischen?) Organe«. Diese Angabe scheint mir aber um so weniger plausibel zu sein, als sie durch die von Ganin mitgetheilten Thatsachen durchaus nicht bestätigt wird. Der Aufsatz von Ganin enthält überhaupt nur wenige Angaben über die Organogenese von *Diplosoma*. Ohne die Anlagen der Organe genau zu beschreiben und ihre Entwicklung näher zu verfolgen, verweist er einfach auf das Capitel über die Knospung von *Diplosoma* und bemerkt dabei, »dass die Entwicklungsvorgänge der beiden Larvenknospen mit denjenigen der Colonieknospen identisch sind«.

Die citirte Ansicht von Ganin über die Natur der Fortpflanzung der Diplosomiden wurde durch die späteren Forscher bedeutend modificirt. Eine Reihe französischer Zoologen, hauptsächlich Giard[1] und Lahille[2], die sich mit der Entwicklung der Diplosomiden beschäftigt haben, betrachten nur das eine von den beiden Individuen der Larve, nämlich das ventrale, als ein Knospungsproduct, lassen hingegen das dorsale geschlechtlich entstehen, freilich ohne diese Annahme zu begründen. Demgemäß nennt man nun das dorsale Individuum mit dem Nervensystem, der Chorda und dem Auge Oozoid, das ventrale augenlose Blastozoid. Und diese Ansicht ist gegenwärtig als die herrschende anzusehen, obwohl sie mit den früher erwähnten Angaben Gegenbaur's von dem gleichzeitigen Erscheinen beider Individuen der Larve im Widerspruche steht.

Indem ich hier die verschiedenen Angaben über die Fortpflanzungsgeschichte anführe, muss ich gestehen, dass sie alle mehr oder minder aprioristisch sind. Für die genaue Beurtheilung der wichtigen und interessanten Fortpflanzung der Diplosomiden fehlt uns bis jetzt die Kenntnis der Entwicklung, und zwar ist dieser Mangel um so empfindlicher, als wir eigentlich nicht genau wissen, in welchem

[1] A. Giard, Note sur l'embryogénie des Tuniciers du groupe des Luciae. in: Compt. Rend. Tome 81 1875 pag. 1214 ff.

[2] Recherches etc. (s. oben pag. 370 Anm. 1).

genetischen Verhältnisse die beiden Individuen der Larve zu einander stehen. Die richtige Auffassung der Fortpflanzung von *Diplosoma* ist aber nicht nur für sich selbst wichtig, sondern sie bietet auch eine große Bedeutung für die Geschichte der Metagenesis der Tunicaten dar. Wenn von den beiden Individuen der Zwillingslarve das eine auf dem geschlechtlichen, das andere auf dem ungeschlechtlichen Wege entstände, so hätten wir in der Fortpflanzung von *Diplosoma* ein neues Beispiel der ungeschlechtlichen Vermehrung der Larve und folglich eine Art der Metagenese, die im Wesentlichen derjenigen von *Distaplia* nicht unähnlich erscheinen würde. Entstehen hingegen die beiden Individuen auf gleiche Weise aus dem Eie, so haben wir hier ein neues Beispiel der Theilung des Embryos, welche, da sie bei diesen Thieren ganz constant ist, eine interessante und ziemlich seltene Erscheinung im Thierreiche darstellt. Die eine oder die andere Entscheidung der Frage bietet jedenfalls ein Interesse dar, und die genaue Untersuchung der Entwicklung von *Diplosoma* erscheint demnach sehr lohnenswerth, unabhängig selbst von den allgemeinen Schlüssen, zu denen sie führen kann. Dies hat mir auch als Hauptmotiv zur Wahl von *Diplosoma* als Object für meine embryologischen Untersuchungen an Synascidien gedient. Die ersten Schritte, die ich in meiner Arbeit gemacht hatte, haben mich schon auf manche unerwartete Eigenthümlichkeiten aufmerksam gemacht: es hat sich dabei gezeigt, dass die Entwicklung bei dieser Ascidie außerordentlich complicirt vor sich geht, und dass man mit der jetzt üblichen Schnittmethode allein nicht weit kommen kann. Ich musste desswegen andere Methoden anwenden, die zwar nicht neu sind, aber wegen ihrer praktischen Bedeutung gerade für die Untersuchung der Entwicklung der Diplosomiden und Didemniden einer genaueren Besprechung werth sind.

Als Untersuchungsmaterial dienten mir mehrere Colonien von *Diplosoma*, die ich mir theils aus Villefranche, theils aus Sebastopol und aus Neapel verschafft hatte. Immerhin war es ein und dieselbe Art *Diplosoma*, welche ich als *D. Listeri* bestimmen konnte. Die Colonien sind bekanntlich im Frühjahr und Sommer mit Eiern erfüllt, welche sich in allen möglichen Entwicklungsstadien befinden. Dadurch bietet *D. Listeri* ein für die embryologischen Untersuchungen sehr geeignetes Object dar. Die Eier sind dabei ziemlich groß und durchsichtig, so dass man von vorn herein erwarten darf, mehrere Vorgänge schon an den lebendigen Eiern untersuchen zu können. Man wird aber sofort enttäuscht, wenn man die jüngeren Stadien

an den frischen Eiern zu untersuchen versucht, und kommt zu dem Schluss, dass man auf diese Weise doch nicht weiter kommen kann, als die früheren Forscher gelangt sind. Für die Untersuchung der späteren Stadien hingegen ist diese Methode vollkommen tauglich, da die beiden Individuen bereits groß genug und durchsichtig sind, und die Menge des Dotters stark abgenommen hat. Anders bei den jüngeren und gerade den wichtigsten Stadien: die Anlagen der beiden Individuen liegen noch auf der Seite des sehr dotterreichen Eies, welches viel lichtbrechender als die Elemente des Embryos ist, diesen also undeutlich macht. Nach misslungenen Versuchen, die Entwicklung am lebendigen Ei zu studiren, habe ich mich der Schnittmethode zugewendet. Die Eier sind aber in den ersten Stadien kugelrund und für die Orientirung der Schnittrichtung unbequem. Ich habe sie desswegen vor der Einbettung in Paraffin gefärbt und sie unter einer schwachen Vergrößerung betrachtet. Solche mit Boraxcarmin gefärbte Eier, bei denen die Farbe gut ausgezogen wurde, sind nicht nur zur Orientirung ausgezeichnet, sondern lassen auch die innere Structur so deutlich unterscheiden, dass ich an ihnen, auch ohne Schnitte zu machen, die Verwandlung der meisten Organe verfolgen konnte. Die Untersuchung solcher Objecte hat im Vergleich mit der von Schnitten den Vortheil, dass man an ihnen die ganze Organisation des Eies auf einmal übersieht, und man braucht dann nur an den Schnitten die so gewonnenen Ergebnisse zu controlliren und einige Details des Baues der Organe, besonders derjenigen, welche tief innen liegen, genauer zu untersuchen. Da der Embryo von ziemlich früh an unsymmetrisch ist, und da die Vorgänge auf seiner rechten und linken Seite nicht gleich verlaufen, so benutzte ich für die Anfertigung der Präparate, die ich in Toluol aufgehellt und in Canadabalsam conservirt hatte, durchlöcherte Objectträger, die mir denn auch hierfür große Dienste geleistet haben.

Als Härtungsmittel habe ich die Sublimatessigsäure (nach Davidoff), die Chromessigsäure und die Pikrinschwefelsäure benutzt; von ihnen muss ich dem Davidoff'schen Gemisch den Vorzug geben. Die darin gehärteten Colonien wurden in 70%igem Alcohol conservirt; aus diesem habe ich dann die Eier herauspräparirt und sie weiter behandelt. Gefärbt habe ich sowohl die in toto als auch die auf Schnitten zu untersuchenden Eier, wie gesagt, mit Boraxcarmin; der Erfolg der Färbung hängt aber vollständig von dem Ausziehen der Farbe ab: hat man hierbei den richtigen Moment getroffen, so

bieten die Eier und Embryonen von *Distaplia* ein wirklich ausgezeichnetes Object dar, welches man nach Belieben in toto betrachten oder in Schnitte zerlegen kann. Allerdings genügt diese Färbung für die Schnitte meist nicht vollkommen, weil das Protoplasma der Embryonalzellen nicht genug gefärbt erscheint. Desswegen habe ich die mit Eiweißglycerin aufgeklebten Schnittserien nochmals mit Mayer'schem Hämalaun nachgefärbt und damit ganz deutliche und schöne Präparate bekommen, an denen die Zellkerne dunkler, das Protoplasma heller erschienen.

Nach diesen Vorbemerkungen können wir zu unserem Thema übergehen, und zwar mit der Eiablage und der Lage des Eies während seiner Entwicklung in der Colonie anfangen. Diese ist bei *Diplosoma* ziemlich eigenthümlich und hängt mit dem Bau der Colonie zusammen.

Aus den übereinstimmenden Angaben verschiedener Forscher (Gegenbaur, Ganin, Lahille), die ich bestätigen kann, ist es bekannt, dass der Eierstock vollkommen geschlossen ist und des Oviductes entbehrt. Wie bei einem solchen Bau des Eierstocks die Befruchtung zu Stande kommt, kann ich einstweilen nicht mittheilen, da ich überhaupt die Frage nach der Befruchtung wegen mehrerer technischer Schwierigkeiten und mancher anderer Ursachen aus dem Kreise meiner Untersuchungen ausgeschlossen habe. Durch die erwähnte Besonderheit im Bau des Eierstocks kann die eigenthümliche Art der Eiablage erklärt werden. Die Eier treten, nachdem sie zur Reife gelangt sind, nicht in die Cloaken- resp. Bruthöhle der Mutter ein, wie es bei den anderen, mit einem Oviducte versehenen Ascidienarten der Fall ist, sondern wandern aus dem Mutterleibe aus und fallen in die gemeinschaftliche Cloacalhöhle der Colonie hinein. Die Angaben verschiedener Forscher über diesen Vorgang weichen nur in den Einzelheiten von einander ab. Gegenbaur[1] meint, das Ei durchbreche, nachdem es seine Reife erlangt, beim Bersten des Follikels den Mantel der Mutter und trete in die der Colonie gemeinsame Mantelschicht. Lahille[2] nimmt ebenfalls an, dass das Austreten des Eies aus dem Mutterleibe in die gemeinsame Höhle der Colonie durch das Zerreißen des mütterlichen Ektoderms geschieht. Nach Ganin[3] soll das reife Ei die mütterlichen Körper-

[1] *Didemnum* etc. (s. oben pag. 370 Anm. 2) pag. 162.
[2] Recherches etc. (s. oben pag. 370 Anm. 1) pag. 121.
[3] Neue Thatsachen etc. (s. oben pag. 370 Anm. 3) pag. 514.

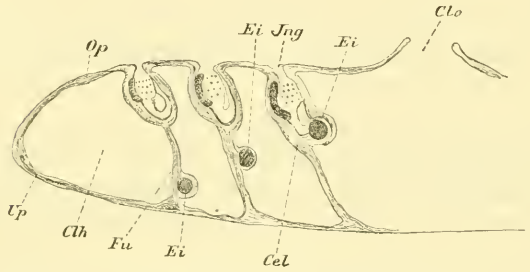
bedeckungen hinter sich auftreiben, in die Celluloseschicht der Colonie hineintreten und sich schließlich vom Mutterleibe losreißen. Es soll dann, vom Mutterektoderm eingehüllt, in die Celluloseschicht eingeschlossen werden.

Meine eigenen Untersuchungen haben mich zu dem Schluss geführt, dass die kurze Beschreibung von Ganin die Sachlage am richtigsten getroffen hat. Das Ei von *Diplosoma* tritt nach erlangter Reife aus dem Mutterleibe in die gemeinsame Höhle der Colonie hinein, aber dieses Eintreten ist von keinem Bersten oder Zerreißen der mütterlichen Organe, sei es des Ektoderms, sei es der Celluloseschicht, begleitet; da es während seines Heraustretens das mütterliche Ektoderm vortreibt und von ihm umhüllt ist, so schnürt sich ein Theil desselben mit dem Ei vom Mutterleibe ab. Um diesen eigenthümlichen Vorgang deutlich darzustellen, will ich hier den Bau der Colonie von *Diplosoma* kurz angeben.

Jedem, der Gelegenheit hatte, die Colonie im Leben zu beobachten, ist es gewiss aufgefallen, dass sie, wenn sie ruhig im Wasser gelassen wird, sich schnell mit Wasser anfüllt und wie aufgebläht erscheint. Die leisesten Berührungen der Colonie oder selbst die Erschütterung des Wassers fordern ihre Zusammenziehung und das Ausstoßen des von ihr aufgenommenen Wassers heraus. Durch diesen einfachen Versuch kann man schon erschließen, dass im Inneren der Colonie eine geräumige Höhle vorhanden ist, die mit Wasser gefüllt werden kann. Das Wasser kommt offenbar durch die Mundöffnungen der Einzelthiere hinein, wird durch die Cloacalöffnungen in die gemeinschaftliche Höhle geführt und durch die Cloacalöffnung ausgestoßen; welche Vorrichtungen zum Aufbewahren des Wassers in der Colonie existiren, habe ich nicht ermittelt, muss aber bemerken, dass die Cloacalöffnung beim Aufblähen der Colonie immer offen bleibt, und desswegen glaube ich, dass das Wasser entweder in den Verästelungen der gemeinschaftlichen Cloacalhöhle steht, oder dass in der Colonie einige Vorrichtungen, z. B. Ventile existiren, welche die innere Öffnung des gemeinschaftlichen Cloacalrohres zusperren. Die gemeinschaftliche Cloacalhöhle tritt schon sehr früh auf und wird beim Wachsthum der Colonie bedeutend erweitert. Sie erscheint als Spalte im Cellulosemantel und scheidet diesen in zwei Blätter: ein oberes, welches die freie Oberfläche der Colonie bedeckt, und ein unteres, womit die Colonie sich festsetzt. Der Cellulosemantel der Colonie bildet demnach einen Schlauch mit einer geräumigen, durch das Cloacalrohr nach außen

offenen Höhle im Inneren, in welcher die Individuen der Colonie hängen. Diese sind an den beiden eben erwähnten Blättern des Cellulosemantels befestigt: mit dem oberen Blatte sind sie durch ihre vorderen Theile verbunden, indem sie eben durch dieses Blatt nach außen durchbrechen; mit dem unteren Blatte sind sie durch ihre Cellulosemäntel verbunden. Jedes Individuum hat nämlich seine eigene Cellulosehülle, die sich nach unten in einen fadenförmigen Fortsatz auszieht, welcher sich am unteren Celluloseblatt befestigt. Zum besseren Verständnis dieser Bauverhältnisse füge ich hier eine schematische Abbildung eines Längsschnittes durch die Colonie bei. Sie ist derjenigen, welche Lahille in seinen Untersuchungen giebt, ähnlich, aber stark modificirt. Lahille[1] meint nämlich, die Einzelthiere der Colonie seien durch ektodermale, in ihrem Inneren die Muskelfibrillen enthaltende Fortsätze an der unteren Celluloselamelle befestigt. Mit diesen Muskelfibrillen können die Individuen sich contrahiren und dadurch die Cloacalhöhle abplatten. Ferner sollen diese Muskelfibrillen eine unmittelbare Fortsetzung der longitudinalen Leibesmuskeln darstellen, die sich im unteren Theile der Kiemenhöhle zu einem Muskelbündel vereinigen und in den erwähnten ektodermalen Fortsatz eindringen. Ich kann diese Angaben aber durchaus nicht bestätigen: 1) bestehen die fadenförmigen Fortsätze, welche zur Befestigung der Individuen an der unteren Celluloselamelle dienen, nicht aus Ektoderm, sondern aus Cellulose, welche eine unmittelbare Fortsetzung des Cellulosemantels der Einzelthiere ist; das Ektoderm geht in diese Fortsätze nicht hinein; 2) sind in diesen fadenförmigen Fortsätzen keine Muskelfibrillen vorhanden; was Lahille für ein Bündel Muskelfibrillen hält,

Fig. 1.



Schema eines Längsschnittes durch die Colonie von *Diplosoma Listeri*. *Clo* Öffnung der gemeinschaftlichen Cloacalhöhle; *Clh* Cloacalhöhle; *Op* obere, *Up* untere Platte der Cellulosehülle der Colonie; *Cel* Cellulosehülle der Individuen; *Fu* Cellulosestrang zur Fixation der Individuen; *Ei* Ei; *Jng* Ingestionsöffnung.

[1] Recherches etc. (s. oben pag. 370 Anm. 1) pag. 112 Fig. 58.

ist eigentlich kein Muskel und steht zu den Muskeln des Leibes in keiner Beziehung. Im Inneren der Fixationsfortsätze giebt es zwar ein strangförmiges axiales Fibrillenbündel, welches man auf den ersten Blick sehr leicht für ein Muskelbündel halten könnte. Zupfpräparate aber, sowie Schnitte durch diese Fortsätze lassen sofort erkennen, dass diese vermeintlichen Muskelfibrillen nichts Anderes, als stark zusammengepresste und fein ausgezogene Zellen der Cellulosesubstanz sind. Ich habe an den eben erwähnten Präparaten immer einen allmählichen Übergang von den Fibrillen zu den gewöhnlichen blasenförmigen Cellulosezellen aufgefunden und solche Übergangsformen ebenfalls an mehreren anderen Stellen des Cellulosemantels beobachtet. Das Zusammenfallen der Colonie, von dem oben die Rede war, kann auch ohne Wirkung der Muskeln geschehen und lässt sich ganz gut durch das plötzliche Ausstoßen des Wassers aus den Cloaken der Einzelthiere und aus der gemeinschaftlichen Cloake erklären.

Ich habe mich bei der Beschreibung der fadenförmigen Anheftungsfortsätze aufgehalten, weil diese in einer innigen Beziehung zur Eiablage stehen. Die Cellulosehülle des Eies ist häufig mit der Cellulosesubstanz dieser Fortsätze verbunden, und in Folge dessen bilden letztere eine Stütze für das Ei, welches sich in seinen ersten Stadien von oben nach unten, also zur unteren Celluloselamelle hin, bewegt.

Der Eierstock von *Diplosoma* liegt bekanntlich (Gegenbaur, Ganin, Lahille) am Hinterende des Einzelthieres und ist birnförmig, indem sein hinterer Theil bedeutend weiter als der vordere ist. Das vorn gebildete Ei bewegt sich dann nach hinten und liegt dem Ektoderm dicht an. Gewöhnlich trifft man im Eierstocke nur ein reifes Ei und mehrere andere Eier auf verschiedenen Entwicklungsstufen. Das reif gewordene und ausgewachsene Ei treibt das ihm anliegende Ektoderm sackartig hervor. Taf. 17 Fig. 1 stellt einen Längsschnitt durch den hinteren Theil eines Individuums mit einem reifen Ei (*Ei*) dar. Es liegt in einer sackförmigen Ektodermhülle (*Ec*), welche durch eine kleine halsförmige Einschnürung mit dem Ektoderm des Mutterleibes in Verbindung steht. Die Ektodermzellen sind pigmentirt und können so sehr leicht von den übrigen Zellen unterschieden werden. In Fig. 2, welche einen Schnitt aus einem anderen Individuum mit einem noch jüngeren Ei darstellt, erkennt man auch um dasselbe eine ektodermale Hülle, die ebenfalls sackförmig ist, aber durch eine viel weitere Öffnung mit der Leibeshöhle

des Individuums communicirt, als es bei dem Ei von Fig. 1 der Fall ist. Man kann daraus schließen, dass mit dem Wachsthum des Eies seine Ektodermhülle mehr und mehr vom Mutterektoderm abgeschnürt wird, bis sie endlich nur noch durch einen engen Stiel damit verbunden ist.

Die Eizelle ist demnach von mehreren Hüllen umgeben. Nach innen von der Ektodermhülle folgt der Follikel, welcher aus cylindrischen Zellen besteht. Darunter liegen die Kalymmocyten (Testazellen), die noch keine continuirliche Lage bilden, sondern an der Peripherie der Eizelle zerstreut sind. Der peripherische Theil des Eies besteht aus grobkörnigem Dotter, welcher nach dem Centrum in eine feinkörnige Protoplasmamasse übergeht. Diese bildet einen protoplasmatischen Hof um das Keimbläschen, ist aber nach der Peripherie zu nicht scharf von der Dottermasse getrennt. Das Keimbläschen, welches in den jüngeren Eiern als runde Blase erscheint, unterliegt gegen das Ende der Eientwicklung denselben eigenthümlichen Veränderungen, die für das Ei aller bekannten Ascidien charakteristisch sind. Es wird nämlich sternförmig (Fig. 1 *Kb*). Der Keimfleck im Inneren des Keimbläschens ist kugelrund und nimmt nun eine periphere Lage ein. Nach den neuesten interessanten Untersuchungen von Julin[1], welcher die Entwicklung des Eies sehr eingehend an *Styelopsis grossularia* studirt hat, soll der Keimfleck sich auflösen. Es ist sehr möglich, dass auch bei *Diplosoma* derselbe Process stattfindet; ich habe aber die feineren Vorgänge der Reifung des Eies nicht näher untersucht und kann darüber nichts Genaueres mittheilen.

Die reifen und in Furchung begriffenen Eier liegen, von der Mantelhülle überzogen, außerhalb des Mutterleibes. Die jüngsten findet man, an den Fixationsfortsätzen des Mutterleibes angeheftet, ganz nahe am hinteren Theile des mütterlichen Körpers; viel seltener sind sie schon in der unteren Cellulosclamelle eingebettet. Dies geschieht nämlich bei solchen Individuen, welche überhaupt einen kurzen Fixationsfortsatz besitzen, und deren hinterer Theil sehr nahe der unteren Cellulosclamelle liegt. Sonst trifft man gewöhnlich die Eier auf den jüngeren Furchungsstadien an dem Fixationsfortsatz angeheftet. Die Art und Weise, wie das Ei dahin gelangt, kann man sich folgendermaßen vorstellen.

---

[1] Ch. Julin, Structure et développement des glandes sexuelles .... chez *Styelopsis grossularia*. in: Bull. Sc. France Belg. Tome 24 1893 pag. 93 ff.

Es wurde oben gezeigt, dass das sich zur Reifung vorbereitende Ei stark wächst und das mütterliche Ektoderm nach außen sackförmig hervortreibt. Der Ektodermsack ist mit dem mütterlichen Ektoderm durch eine stielförmige Einschnürung verbunden, welche mit dem Wachsthum des Eies enger und enger wird und endlich ihre Höhlung vollständig verliert. Dadurch wird die Verbindung der Höhle des Ektodermsackes mit der Leibeshöhle abgebrochen, und die Einschnürung verwandelt sich in einen soliden Stiel, welcher sich endlich vom Mutterleibe abtrennt. Nach außen vom Ektoderm ist jedes Individuum von seiner eigenen Cellulosehülle umgeben. Beim Hervortreiben des Ektoderms und bei der Bildung des ektodermalen Sackes um das Ei wird natürlich diese Cellulosehülle ebenfalls sackartig hervorgetrieben, und wenn das Ei sich vom Mutterleibe abtrennt, so ist es äußerlich von zwei aus der mütterlichen Körperbedeckung hervorgegangenen Hüllen umgeben: einer äußeren aus Cellulose und einer inneren ektodermalen. Die erste steht, wie oben erwähnt, mit dem cellulosigen Fixationsfortsatz in Zusammenhang, und sobald der Ektodermsack sich vom mütterlichen Ektoderm abtrennt, kommt das Ei in die Cellulosesubstanz des Fixationsfortsatzes, welchem es am nächsten ist, zu liegen. Von hier aus sinkt es bei seiner Entwicklung weiter und weiter nach unten, bis es endlich zur unteren Celluloselamelle gelangt und dort seine weitere Entwicklung fortsetzt. Was die Ursache dieser Wanderung des Eies anlangt, so glaube ich, dass sie in dem fortwährenden Wachsthum des Eies zu suchen ist, welches es schwerer und schwerer macht. Ist der Fixationsfortsatz kurz, so gelangen die Eier verhältnismäßig früh in ihre definitive Lage, ist er aber lang, so dauert ihre Wanderung viel längere Zeit. Dadurch kann man erklären, dass man die Eier in der unteren Celluloselamelle auf verschiedenen Stadien antrifft.

Durch die eben hervorgehobenen Verhältnisse der Eiablage von *Diplosoma* kann man erklären, dass die Eihüllen hier viel complicirter als bei allen anderen Ascidien sind. Die Eizelle ist eigentlich hier von drei concentrischen Hüllen umgeben. Außen liegt ihr die Cellulosehülle an; nach innen davon folgt die Ektodermhülle, und endlich ist sie unmittelbar von der Follikelhülle umgeben, die auch allen anderen Ascidien gemein ist. Zum Schluss ist sie von den Kalymmocyten umgeben, die am Ende der Eientwicklung ebenfalls eine Schicht bilden. Die zwei erstgenannten Hüllen (die Cellulose- und die Ektodermhülle) erleiden während der embryonalen Entwicklung eine regressive Metamorphose: am frühesten

unterliegt ihr die Ektodermhülle, deren Zellen sich schon bald abplatten und zusammenfließen, so dass die Hülle nur noch an ihrem Pigment zu erkennen ist. Die Cellulosehülle bleibt viel länger bestehen; man erkennt sie bis zu den letzten Stadien, jedoch wird sie dünner und dünner, was offenbar von der Abplattung ihrer Zellen bedingt ist, bis sie am Ende der Entwicklung sich in eine leicht zerreißliche dünne Lamelle verwandelt, von der die ausschlüpfende Larve sich leicht befreien kann. Das Herauspräpariren der Eier gelingt denn auch in den späteren Stadien viel leichter als in den früheren. Was die Verwandlung der beiden inneren Eihüllen (des Follikels und der Kalymmocytenschicht) anbelangt, so werden wir sie weiter unten genauer betrachten.

2. Furchung und Keimblätterbildung.

Die ersten Furchungsstadien des Eies von *Diplosoma* (Zwei- und Viertheilung) gehen nach dem allgemeinen Plan der totalen Furchung vor sich. Die beiden ersten Furchen, welche das Ei in 2 resp. 4 Blastomeren theilen, verlaufen meridional, die darauf folgende Furche ist äquatorial. Die Furchung ist in den beiden ersten Stadien äqual; in dieser Beziehung stimmt *Diplosoma* mehr mit *Distaplia*, als mit den einfachen oder socialen Ascidien überein. Die beiden Blastomeren der 1. Generation, sowie die 4 der 2. sind einander gleich (Taf. 17 Fig. 3 u. 4).

Stadium der Achttheilung (Fig. 5 u. 5 A). Die Furchung gewinnt ihren inäqualen Charakter erst vom 3. Stadium (Achttheilung) an (Fig. 5). Die Furche, welche die 4 ersten Blastomeren theilt, geht äquatorial. Sie trennt die vier kleineren Blastomeren von den 4 größeren ab. Die Theilung aller 4 Blastomeren scheint gleichzeitig zu geschehen. Ich will das hervorheben, weil bei manchen anderen Ascidien, z. B. bei *Clavellina* nach Seeliger[1], zuerst die beiden kleineren und dann die beiden größeren sich theilen sollen. Jedenfalls sind die 8 Blastomeren bei *Diplosoma* so wie bei den anderen Ascidien in diesem Stadium in zwei Schichten angeordnet. Ich muss weiter bemerken, dass die oberen und die unteren Blastomeren sich an einander verschieben; ob diese Verschiebung 45° beträgt, wie

[1] O. Seeliger, Die Entwicklungsgeschichte der socialen Ascidien. in: Jena. Zeit. Naturw. 18. Bd. 1885 pag. 45 ff.

z. B. in dem entsprechenden Stadium von *Distaplia* nach Davidoff[1] pag. 539, kann ich nicht mit Bestimmtheit behaupten; ich glaube aber, dass dies überhaupt nicht als Regel für die Furchung der Ascidiencier angenommen werden kann, obwohl es bei den Eiern anderer Thiere, z. B. der Gasteropoden, wie es scheint, sehr constant vorkommt. Van Beneden & Julin erwähnen der Verschiebung der oberen und unteren Blastomeren bei *Clavellina Rissoana* gar nicht, während Seeliger sie beschreibt. Wäre aber auch diese Verschiebung der Blastomeren bei den Ascidien eine constante Erscheinung, so würde sie, wie sich aus der Untersuchung der folgenden Stadien ergiebt, doch keine störende Wirkung auf die symmetrische Anordnung der oberen und unteren Blastomeren ausüben.

Die Blastomeren liegen bei der Vier- und Achttheilung einander dicht an, so dass in diesen Stadien noch keine Furchungshöhle vorhanden ist.

Ich muss noch der zelligen Elemente gedenken, die zwar nicht zum eigentlichen sich furchenden Ei gehören, aber doch immer in gewissen Verhältnissen zu den Blastomeren stehen. Es sind dies die Kalymmocyten, deren Verhalten bei den Ascidieneiern überhaupt sehr charakteristisch ist, und die bei den Eiern von *Dipl.* ihre Lage in den verschiedenen Stadien derart wechseln, dass sie für die Orientirung der Achsen und Regionen besonders der älteren Embryonen sehr wichtig sind. Davidoff hat schon an *Distaplia* gefunden, dass die Kalymmocyten (Abortiveier, Dav.) in die Lücken der Furchungshöhle eindringen und diese mehr oder minder erfüllen. Er hat sogar einige Kalymmocyten im Inneren der Entodermzellen selbst beobachtet und schließt aus ihrem Zustande, dass sie darin aufgelöst werden (pag. 548). Bei *Diplosoma* habe ich sie aber niemals weder im Inneren des Eies, noch im Inneren der Blastomeren beobachtet. Sie nehmen immer eine oberflächliche Lage ein, sind aber nicht regelmäßig auf der ganzen Oberfläche des Eies vertheilt. Im Gegentheil sammeln sie sich während der Furchung am liebsten in den Furchen zwischen den Blastomeren an, und da sie sich viel intensiver als die letzteren färben, so treten dadurch die Grenzen der Blastomeren viel schärfer hervor, als es sonst der Fall sein würde (Fig. 4, 7 u. s. w.). In den späteren Stadien trifft man sie am Rande der Ektodermscheibe resp. am Rande des Blastoporus an, und noch später nehmen

[1] M. Davidoff, Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der *Distaplia* etc. 2. Abschnitt. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 9. Bd. 1891 pag. 533 ff.

sie ihre definitive Lage zu beiden Seiten des Schwanzes ein, worüber wir weiter unten noch reden werden.

Die Bedeutung des Achttheilungsstadiums für die Orientirung der Ebenen des Embryos wurde schon mehrmals hervorgehoben und die Richtung der sich kreuzenden Flächen der ersten 3 Furchungsstadien ganz richtig präcisirt; ich will mich desswegen bei diesem Thema nicht näher aufhalten, aber jedenfalls darauf aufmerksam machen, dass die äquatoriale Furche nicht nur die ventrale Seite von der dorsalen des künftigen Embryos scheidet, sondern auch die beiden primären Keimblätter von einander trennt. Aus den weiteren Stadien kann man ersehen, dass die kleineren Blastomeren (*A*, *B*, *C*, *D* in Fig. 6 u. 6 A) rein ektodermale Elemente sind, die größeren (*E*, *F*, *G*, *H*) die Anlage des Entoderms und des Mesoderms darstellen, also mesoentodermaler Natur sind. Jene entsprechen ihrer Lage nach der Bauchfläche, diese der Rückenfläche des künftigen Embryos. Der Kürze wegen will ich die ventralen Blastomeren nach ihrem Werth als Anlagen des Ektoderms mit dem Namen Ektomeren (*A*, *B*, *C*, *D*), die dorsalen aus demselben Grunde als Entomeren (*E*, *F*, *G*, *H*) bezeichnen.

Stadium der 10 Blastomeren. Die 8 so eben beschriebenen Blastomeren theilen sich nicht gleichzeitig. Zunächst muss man bemerken, dass überhaupt die Ektomeren sich viel schneller als die Entomeren vermehren; außerdem geht auch die Theilung der Ektomeren nicht gleichzeitig vor sich, sondern es theilen sich zuerst 2 Ektomeren und dann erst die beiden anderen. Desswegen tritt das aus 8 Blastomeren bestehende Ei nicht sofort in das Stadium der 12 Blastomeren, wie es bei gleichmäßiger Theilung der Ektomeren zu erwarten wäre, sondern erst in das der 10 Blastomeren. Dieses Stadium, welches durch 6 Ektomeren und 4 Entomeren charakterisirt ist, habe ich in Fig. 6 und 6 A von der Bauch- und Rückenseite abgebildet. Die Furche, welche die 2 Ektomeren theilt, verläuft meridional, und so nehmen die 4 neu entstandenen Ektomeren eine dreieckige Gestalt an (*A*, A^1, *B*, B^1). Es wäre ziemlich schwer zu bestimmen, welche von den 4 Ektomeren sich theilen, denn sie lassen sich im Stadium der Achttheilung durch ihre Größe gar nicht von einander unterscheiden. Ich glaube, es thun es die Blastomeren *A* und *B*, welche ich als die vorderen Blastomeren der Ektodermscheibe betrachte, und zwar glaube ich es aus folgenden Gründen. In einem Stadium, welches dem eben besprochenen direct folgt, erscheint die Ektodermscheibe nach vorn geschoben, und ihr vorderer

Theil besteht aus 4 Ektomeren, die ihrer Lage nach denjenigen, welche in dem jetzt in Rede stehenden Stadium getheilt sind, am meisten ähnlich sind. Desswegen glaube ich, dass diese die vorderen Ektomeren der Ektodermscheibe darstellen.

Stadium der 14 Blastomeren (Fig. 7, 7 A u. B). Es unterscheidet sich bedeutend von dem eben besprochenen, denn die Theilung geht nicht nur in den Ektomeren, sondern auch in den Entomeren vor sich, und so setzt sich das Ei aus 8 Ektomeren und 6 Entomeren zusammen. Außerdem bemerkt man daran eine wichtige Erscheinung, nämlich die erwähnte Verschiebung der Ektodermscheibe nach vorn, welche als das erste Zeichen der Epibolie betrachtet werden kann. Wenn man das frühere Stadium (Fig. 6, 6 A) genauer ansieht, so kann man auch an ihm den Beginn dieser Verschiebung merken, indem bei der richtigen Aufstellung des Eies nach seiner Hauptachse die Ektodermscheibe bereits ein wenig nach vorn geschoben ist. Die genaue Untersuchung des Eies lässt darauf schließen, dass die Ursache dieser Vorwärtsbewegung der Ektodermscheibe nicht nur von dem Wachsthum ihrer Elemente, sondern vielmehr von der Ausbreitung und der Verschiebung der hinteren Entomeren abhängt.

Die Vertheilung der Ektomeren in der Ektodermscheibe ist von der im zuletzt beschriebenen Stadium verschieden. Durch Vergleich von Fig. 7 mit Fig. 6 lassen sich die entsprechenden Ektomeren ihrer Form nach ziemlich leicht auffinden. Die abgerundet viereckigen hinteren Ektomeren C und D behalten auch hier ihre Form, obgleich sie je in 2 neue Ektomeren C und C^1, D und D^1 getheilt sind. Die Furche, welche sie theilt, geht nicht von der Spitze des Mutterektomers nach der Basis desselben, wie bei der Theilung der Ektomeren A und B, sondern dem Querrande desselben parallel, und in Folge dessen besitzen die Tochterektomeren (C^1, D^1) eine viereckige Gestalt. Sie sind einander nicht gleich. Die Theilungsproducte der 2 anderen Ektomeren (A und B) haben ihre Lage wahrscheinlich in Folge ihres Wachsthums etwas geändert, können aber an ihrer Gestalt erkannt werden. Nämlich in dem vorigen Stadium waren die inneren von den 4 in Rede stehenden Ektomeren (A^1 und B^1) zwischen den Ektomeren A und C einerseits und B und D andererseits eingekeilt und desshalb dreieckig. Obwohl sie nunmehr ausgebreitet erscheinen (vgl. Fig. 7 B, A^1) und viereckig geworden sind, so bleibt doch ihr Verhältnis zu den Ektomeren C, D und ihren Derivaten C^1 und D^1 dasselbe wie früher: sie sind zwischen diesen

und den entsprechenden vorderen Ektomeren A und B eingekeilt. Dabei muss ich bemerken, dass sie sehr stark nach den Seiten des Eies ausgewachsen sind; desswegen sind sie in ihrem ganzen Umfang nur in den Seitenansichten des Eies (Fig. 7 B) sichtbar.

Die Zahl der Entomeren hat auch zugenommen: statt der früheren 4 treffen wir jetzt 6 an. Die Vermehrung kann natürlich nur durch Theilung eines Paares Entomeren entstanden sein. Ohne die Kerntheilungsfiguren zu kennen, ist es ziemlich schwer, genau zu bestimmen, aus welchem von beiden Paaren die neuen Entomeren stammen. Die Kernspindeln liegen aber so tief und sind vom grobkörnigen Dotter so eingehüllt, dass sie an den total betrachteten Eiern gar nicht nachzuweisen sind. Es kann also nur die verhältnismäßige Lagerung der Entomeren bei der Entscheidung dieser Frage als Leitfaden benutzt werden. Bei Betrachtung des Eies vom Bauch und Rücken her erkennt man, dass die hinteren Entomeren nach hinten geschoben sind, so dass ein bedeutender Theil derselben von der Bauchfläche (vgl. Fig. 7 und 7 A, E, F) gesehen werden kann. Bei dieser Rückwärtsschiebung muss auch die Furche, welche sie von den vorderen Entomeren trennt, nach hinten verschoben sein. Aus diesem Grunde betrachte ich die Furche, welche die Entomeren E und F von G^1 und H^1 trennt, als die ursprüngliche transversale Furche, welche die Blastomeren E und F von G und H trennte. Ist diese Auffassung richtig, so müssen die übrigen Entomeren E, F, E^1 und F^1 von den früheren E und F stammen. Dies ist schon desswegen am wahrscheinlichsten, weil man nach der Lage und der Größe der Entomeren den ganzen Process der Bildung der 6 aus den früheren 4 sich leicht vorstellen kann. Die Rückwärtsschiebung von G und H kann nicht durch ihr Wachsthum allein erklärt werden, und zwar besonders darum, weil ihr Umfang im Vergleich mit dem des vorhergehenden Stadiums dabei ziemlich unverändert geblieben ist. Es muss also irgend eine andere Ursache vorhanden sein, und die nächste von diesen Ursachen wäre doch wohl das Wachsthum der vorderen Entomeren E und F und der Druck, welchen sie auf die hinteren ausüben. Wenn wir uns weiter vorstellen, dass E und F (Fig. 6, 6 A) bedeutend wachsen, so wird nicht nur die Rückwärtsschiebung von G und H, sondern auch die Theilung von E und F verständlich. In Folge des Wachsthums von E und F werden G und H vorwärts geschoben, in Folge desselben Wachsthums erlangen die nämlichen Entomeren (E und F) die Größe, welche sie zur Theilung zwingt. Aus diesen Gründen betrachte ich E, F, E^1 und F^1 als die

Abkömmlinge der ursprünglichen Entomeren E und F, obwohl ich gestehen muss, dass mir die unmittelbare Beobachtung zur Stütze dieser Deductionen fehlt.

Übergangsstadium zwischen 14 und 18 Blastomeren. Bevor ich zu den weiteren Theilungserscheinungen im Ei übergehe, will ich hier ein Stadium beschreiben, welches durch die Zahl seiner Blastomeren von dem eben beschriebenen sich gar nicht unterscheidet, jedoch einige Veränderungen in der Form seiner Ektomeren zeigt, welche für die Erklärung des nächsten Stadiums sehr wichtig sind. Ich bilde es nur von der Bauchseite ab, weil die Rückenseite des Eies, d. h. Zahl und Anordnung der Entomeren, bei ihm unverändert bleibt. Die einzelnen Ektomeren können nach ihrer Anordnung leicht erkannt werden, so dass sich ziemlich genau bestimmen lässt, welche von ihnen die Veränderung in ihrer Form erlitten hat, und welche unverändert bleibt. Die Ektomeren der vorderen Hälfte der Ektodermscheibe sind, wahrscheinlich in Folge der Ausbreitung nach vorn, etwas verlängert und dreieckig geworden. Man erkennt leicht die beiden axial oder genauer zu beiden Seiten der Sagittalebene liegenden Ektomeren A und B; A ist etwas länger als B und nach dem Centrum lappenförmig ausgezogen; alle übrigen Ektomeren behalten ihre frühere Gestalt und erreichen das Centrum der Ektodermscheibe nicht, und zwar desswegen, weil sie in ihrem Wachsthum durch die lappenförmigen Fortsätze der Ektomeren der hinteren Hälfte der Ektodermscheibe aufgehalten zu sein scheinen. Von den letzteren Ektomeren sind zwei (Fig. 8 B, C^1 und D) ebenfalls kleiner als die anderen und reichen nicht bis zum Centrum; die beiden anderen, C und D^1, sind bedeutend verlängert und ziehen sich zu großen lappenförmigen Fortsätzen aus, die den centralen Theil der Ektodermscheibe einnehmen. Der Fortsatz von D^1 scheint sogar vom Leibe des Ektomers etwas abgeschnürt zu sein. Die lappenförmigen Fortsätze, deren wir nun 3 unterscheiden, können nichts Anderes als die Anlagen zur weiteren Theilung der Ektomeren sein, da man in dem nächsten Stadium genau an denselben Stellen die neuen Ektomeren antrifft.

Stadium der 18 Blastomeren (Fig. 9, 9 A). Das Ei besteht aus 12 Ektomeren (Fig. 9) und 6 Entomeren (Fig. 9 A). Von jenen bilden 4 eine beinahe im Centrum der Ektodermscheibe liegende Gruppe (A^2, B^2, C^2, D^2), welche von den anderen radial gestellten (A, A^1, B, B^1, C, C^1, D, D^1) umgeben ist. Die 4 centralen Ektomeren sind symmetrisch zu beiden Seiten der sagittalen Ebene oder der sagittalen

Furche gelagert, so dass man 2 rechte (A^2, C^2) und 2 linke (B^2, D^2) Ektomeren unterscheiden kann. Außerdem können sie ihrer Lage nach paarweise als vordere (A^2, B^2) und als hintere (C^2, D^2) angesehen werden. Ich habe sie mit denselben Buchstaben wie die früher entstandenen bezeichnet, und zwar desswegen, weil ich glaube, dass sie von letzteren abstammen. Die Lage von 3 unter diesen (C^2, D^2 und A^2) ist derjenigen der eben beschriebenen lappenförmigen Fortsätze so ähnlich, dass man kaum daran zweifeln kann, dass sie aus diesen entstehen; was das vierte (B^2) betrifft, so habe ich zwar seine Anlage nicht gesehen, darf aber nach Analogie mit allen anderen vermuthen, dass es aus dem Ektomer B seinen Ursprung nimmt.

Alle übrigen Ektomeren, die den peripherischen Theil der Ektodermscheibe ausbilden und die centralen umgeben, behalten ihre ursprüngliche dreieckige Gestalt bei und sind in Folge dessen ziemlich regelmäßig radial um die centralen angeordnet. Trotzdem tritt die symmetrische Anordnung der Ektomeren in der Ektodermscheibe mit dem Erscheinen der centralen Blastomeren noch schärfer hervor, als es früher der Fall war. Ich habe schon oben bemerkt, dass die Gruppe der centralen Ektomeren sich in 2 symmetrische Hälften theilen lässt. Dasselbe kann ich auch in Bezug auf alle anderen Blastomeren behaupten. Die Sagittalebene, welche die beiden Hälften der centralen Ektomerengruppe von einander scheidet, setzt sich auch nach vorn und nach hinten fort und bildet die Grenze zwischen den beiden Seitenhälften der Ektodermscheibe, welche jede für sich aus 4 ziemlich regelmäßig angeordneten Ektomeren besteht. Diese Sagittalebene, in der Figur durch die Buchstaben a und p bezeichnet, behält denselben Werth auch für alle weitere Stadien und stellt nun die Hauptachse des Embryonalleibes dar. Obwohl ich nicht mit voller Bestimmtheit beweisen kann, dass sie der 1. meridionalen Furche des Eies entspricht, so ist es mir doch sehr wahrscheinlich. Sie bleibt jedenfalls von den ersten Furchungsstadien bis zu den Stadien, wo man die Blastomeren noch zählen kann, vollkommen erhalten und verliert ihren Werth als Symmetrieebene der Ektodermscheibe nie. Man kann ja außerdem auch die 2. Meridionalfurche in der Ektodermscheibe mit einer gewissen Bestimmtheit bis zu den spätesten Furchungsstadien erkennen. Diese liegt zwischen den Ektomeren A und C einerseits und zwischen B und D andererseits. Auch wenn die eben genannten Ektomeren sich getheilt haben, kann man zwischen ihren Sprösslingen die erwähnte Meridionalfurche ohne Mühe erkennen. Sie steht auf der Sagittalebene, resp. Sagittal-

furche senkrecht und bezeichnet die transversale Ebene des Embryos, durch welche Vorn und Hinten getrennt werden. Durch die Kreuzung beider Furchen wird die Keimscheibe in 4 Quadranten getheilt, die alle in der Reihe der Furchungsstadien nach der Zahl der sie zusammensetzenden Ektomeren und nach ihrer Anordnung einander gleich sind. Diese Gleichmäßigkeit im Bau aller Quadranten lässt schon von vorn herein vermuthen, dass sie durch die gleichmäßige Theilung der ursprünglichen 4 Ektomeren entstanden sind, und dass alle in einen Quadranten eingehenden Ektomeren die Abkömmlinge eines von den 4 ursprünglichen Ektomeren darstellen. Diese Folgerung lässt sich durch unmittelbare Beobachtung der bis jetzt betrachteten Furchungsstadien bestätigen. Die Untersuchung der späteren Stadien, wo die Zahl der Ektomeren bedeutend zunimmt, bietet zwar in dieser Beziehung bedeutende Schwierigkeiten dar, doch kann man auch aus der Vergleichung derselben mit den früheren Stadien sich von derselben Gesetzmäßigkeit leicht überzeugen. Desswegen bezeichne ich die in jedem Quadranten vorhandenen Ektomeren mit denselben Buchstaben, welche ich den ursprünglichen 4 Ektomeren gegeben habe.

Die Vertheilung der Blastomeren auf die Quadranten gilt indessen nur von den Ektomeren. Die Entomeren bieten in dieser Beziehung bedeutende Abweichungen dar, indem sie während einer langen Reihe von Stadien in der Sechszahl vorhanden sind, welche die Vertheilung auf die Quadranten nicht zulässt und, wie oben erwähnt, von der Verschiebung der hinteren Blastomeren nach hinten bedingt ist. Trotzdem behalten auch die Entomeren ihre symmetrische Anordnung bei, und so lässt auch die Rückenfläche des Eies mit derselben Bestimmtheit wie die Bauchfläche die Sagittalebene erkennen. Diese fällt mit derjenigen der Ektodermscheibe oder der Bauchfläche des Embryos vollständig zusammen.

Stadium der 24 Blastomeren (Fig. 10, 10 A). Das Ei besteht aus 18 Ektomeren und 6 Entomeren. Die Zahl der Ektomeren hat sich um 6 vermehrt. Die Vergleichung der Ektodermscheibe mit der des vorhergehenden Stadiums lässt die Abstammung dieser neuerschienenen Ektomeren ziemlich sicher bestimmen. Jeder von den hinteren Quadranten ist nämlich um 2 neue Ektomeren vermehrt (C^3, C^4, D^3, D^4), in jedem vorderen hat die Zahl der Ektomeren nur um 1 zugenommen (A^3, B^3). Was die Abstammung der hinteren Ektomeren betrifft, so scheint es mir nach ihrer Form und Lage, dass sie nicht auf einmal entstanden sind, sondern sich durch

2 successive Theilungen von den Ektomeren C^1 und B^1 abgetrennt haben. Dass diese in der That als die Erzeuger der neuen hinteren Ektomeren zu betrachten sind, geht daraus hervor, dass sie genau dieselbe Stellung wie im vorhergehenden Stadium einnehmen. Ist diese Vermuthung richtig, so muss sich C^1 zuerst in C^1 und $C^3 + C^4$ getheilt haben, und dann erst haben sich C^3 und C^4 durch eine der Ektodermscheibe parallel verlaufende Furche von einander getrennt. Die beiden vorderen Quadranten bestehen je aus 4 Ektomeren, von denen A^3 und B^3 als neu entstanden betrachtet werden müssen. Ihrer Lage nach sind sie wahrscheinlich von den Ektomeren A^1 und B^1 abgetrennt.

Die Zahl der Entomeren hat nicht zugenommen, aber ihre Lage hat sich verändert. Von den 6 Entomeren liegen nur 4 axial, während die 2 anderen E^1, F^1 sich seitwärts verschieben. In den früheren Stadien haben wir bemerkt, dass nicht alle Entomeren von gleicher Größe, und dass die mittleren von ihnen die größten von allen sind. Von den 2 Paar axialen Entomeren ist das vordere kleiner, das hintere größer; die beiden lateralen Entomeren sind auch verhältnismäßig klein; daraus schließe ich, dass die hinteren Entomeren sich lateralwärts verschoben haben.

Stadium der 28 Blastomeren (Fig. 11, 11 A). Das Ei ist eigentlich dem eben beschriebenen sehr ähnlich und unterscheidet sich davon nur durch einen unbedeutenden Zuwachs an Blastomeren. Es besteht nämlich aus 20 Ektomeren und 8 Entomeren. Die Ektomeren liegen wie früher: es giebt 2 Reihen axialer und eine Anzahl peripherischer. Hinzugekommen sind nur die 2 Ektomeren im vorderen Quadranten A^4 und B^4, welche axial liegen und somit zur Verlängerung der beiden axialen Bänder beitragen. Was ihren Ursprung betrifft, so sind sie wahrscheinlich durch die Theilung von C und D (Fig. 10) entstanden. Im Rückentheile des Eies trifft man jetzt anstatt der früheren 6 Entomeren 8, und zwar haben sich unzweifelhaft die beiden lateralen Entomeren G und H zu G^1, G^2 und H^1, H^2 getheilt.

Die Ausbreitung der Ektodermscheibe auf der Eioberfläche, welche durch die Zunahme der Ektomerenzahl bedingt ist und zur Epibolie führt, geht nicht gleichmäßig vor sich. Ich habe schon oben auf die Vorwärtsschiebung der Ektodermscheibe hingewiesen, die darin besteht, dass die vorderen Ektomeren sich schneller als die hinteren auf der Oberfläche des Eies ausbreiten; in Folge dessen wird der vordere Theil der Entomeren früher als der hintere durch die Ektodermscheibe bedeckt. Am besten kann man sich hiervon durch die

Profilansichten des Eies überzeugen. Fig. 12 stellt ein Ei im Profil aus dem Stadium dar, welches ungefähr zwischen dem der Fig. 11 und dem der Fig. 13 liegt, also durch die Zahl von 28—48 Blastomeren charakterisirt werden kann. Man sieht daran die kleinzellige Ektodermscheibe *Ec* und die 3 Entomeren, welche den Entomeren *E*, E^1 und *G* entsprechen und von der Ektodermscheibe kappenförmig bedeckt sind. Am vorderen Ende des Eies gehen die Ektomeren bereits auf die Rückenfläche über, während sie am hinteren nur etwa bis zum Äquator reichen. Die Randektomeren sind, wie man aus der Abbildung ersieht, viel größer als alle übrigen; daraus folgt, dass sie auf den Ventralansichten des Eies nicht in ihrer ganzen Größe sichtbar werden können, natürlich wenn das Ei gerade nach seiner Hauptachse unter dem Mikroskop aufgestellt ist.

Die Untersuchung von Längsschnitten — die in Folge der starken Brüchigkeit des Eies ziemlich selten gelingen — ist auch für die Erkenntnis der Wachsthumsverhältnisse sehr lehrreich. Fig. 12 A stellt einen solchen Längsschnitt durch ein etwas jüngeres Ei als das der Fig. 12 dar. Er ist nicht ganz sagittal geführt, denn im Entoderm sieht man 4 Zellen, während nur 3 getroffen sein dürften; wahrscheinlich ist zwischen die Zellen der einen Seite auch ein Stück des Entomers der anderen Seite gerathen. Am vorderen Rande des Eies sieht man das große Ektomer *A*, welches bereits bis zur Rückenseite reicht und das entsprechende Entomer bedeckt, während das Entomer des hinteren Eitheils noch völlig nackt bleibt.

Ich will die Abbildung dieses Schnittes auch für die Besprechung einiger histologischen Einzelheiten benutzen. Die Ektomeren und Entomeren erweisen sich als vollkommen gleich gebaut und unterscheiden sich ausschließlich durch die Größe. Jedes Blastomer besteht aus grobkörnigem Dotter und aus einer verhältnismäßig kleinen Portion Protoplasmas, das in den Ektomeren peripher liegt und immer eine mehr oder minder sternförmige Gestalt hat. Die vom centralen Theil des Plasmas ausgehenden Strahlen dringen zwischen die Dotterkörner hinein und dienen wahrscheinlich zum Zusammenhalten derselben. Das quantitative Verhältnis dieser beiden Substanzen ist in den Ekto- und Entomeren verschieden: die Entomeren enthalten viel mehr Dotter als die Ektomeren, und dadurch ist wahrscheinlich die schnellere Theilung der letzteren bedingt. Dies ist aber nicht die einzige Ursache der ungleichmäßigen Theilung; denn, bedenkt man, dass in den jungen Furchungsstadien die Blastomeren dieselbe Consistenz haben wie später und sich doch alle gleichmäßig

theilen, während vom Stadium der 8 Blastomeren an eine Inäqualität eintritt, ohne von irgend welchen Veränderungen im Bau der Blastomeren hervorgerufen zu werden, so zeigt sich diese Ursache, welche zur Erklärung der inäqualen Furchung anderer Thiere (z. B. der Mollusken) anwendbar ist, hier nicht haltbar. Es werden hier außer den mechanischen noch einige (vielleicht phylogenetische) Umstände die Inäqualität der Furchung hervorrufen.

Stadium der 48 Blastomeren (Fig. 13, 13 A). Die Zahl der Ektomeren hat in diesem Stadium, dem letzten, worin ich die Blastomeren zu zählen im Stande war, bedeutend zugenommen. Sie beträgt 36, während die Zahl der Entomeren von 8 auf 12 gestiegen ist. Die Ekto- und Entomeren haben ihre symmetrische Anordnung beibehalten, und in der Ektodermscheibe lassen sich die Ektomeren nach den Quadranten leicht vertheilen. Jeder besteht jetzt aus 9 Ektomeren, von denen 3 axial, die 6 übrigen lateral liegen. Das axiale Band besteht aus 12 Ektomeren, die je 6 zu beiden Seiten der Sagittalebene angeordnet sind. Die 4 centralen von diesen sind die größten; sie haben die Größe der zuerst erscheinenden 4 centralen Ektomeren (vgl. Fig. 9), und es ist desswegen sehr wahrscheinlich, dass die Vermehrung der axialen Ektomeren überhaupt nicht durch die Theilung der früher vorhandenen, sondern durch den Anschluss der aus den peripherischen Ektomeren sich bildenden zu Stande kommt.

Von den 12 Entomeren, die nun das Entoderm bilden, liegen 6 paarweise sagittal, die übrigen 6 nehmen eine laterale Lage ein. Die neu entstandenen Entomeren (E^2 und F^2) verdanken ihre Existenz der Theilung der vorderen Entomeren E und F, die dabei nun viel kleiner geworden sind, während die hinteren ihre frühere Größe behalten haben.

Die Theilung der Entomeren in 1 centrale und in 2 laterale Gruppen ist für die weiteren Vorgänge von großer Bedeutung. Es zeigt sich nämlich, 1) dass diese 3 Gruppen auch später vorhanden sind, und 2) dass sie in ihrer Lage der Vertheilung des Entoderms und der beiden mesodermalen Bänder entsprechen: die centrale, aus 2 symmetrisch angeordneten Reihen der Entomeren bestehende Gruppe nimmt genau dieselbe Stellung ein, wie später das Entoderm; die beiden lateralen Gruppen entsprechen ihrer Lage nach den beiden mesodermalen Platten. Weiter muss ich noch darauf aufmerksam machen, dass die letzteren im hinteren Theile des Embryos angelegt werden und von hinten nach vorn wachsen. Schließlich zeigen Profilansichten einiger weiter vorgerückten Stadien, dass die beiden

lateralen Entomerengruppen fortwährend durch Theilung ihrer Elemente wachsen und die centrale Gruppe umgeben. Alles das macht es sehr wahrscheinlich, dass in den lateralen Gruppen die Anlage des Mesoderms, in der centralen die des Entoderms zu erkennen ist.

Die Ausbreitung der Ektodermscheibe hat nun auch große Fortschritte gemacht. Ich habe schon früher erwähnt, dass die Randektomeren sich an ihren freien Flächen bedeutend abplatten; in Folge dessen sind die Grenzen der Ektodermscheibe sehr undeutlich. Man könnte sie selbst an den gefärbten und aufgehellten Präparaten nicht auffinden, wenn nicht die Kalymmocyten dabei große Hilfe leisteten. Diese sammeln sich nämlich an den Rändern der Ektomeren, und zwar mit dem Fortschreiten der Furchung in immer größerer Zahl, so dass der Rand der Ektodermscheibe zuletzt ziemlich scharf von den intensiv gefärbten Kalymmocyten begrenzt ist. Einen solchen Kalymmocytenstreifen erkennt man auch bei Beobachtung des Eies von der Bauchseite (Fig. 13 A *Kc*) und gewinnt so ein ungefähres Urtheil über Lage und Dimensionen des Blastopors. Der Blastopor ist nämlich jetzt eine sehr weite Öffnung, denn die meisten Entomeren sind noch gar nicht von der Ektodermscheibe bedeckt; er hat eine ringförmige Gestalt und liegt — in Folge der ungleichmäßigen Umwachsung der Entomeren von vorn und hinten — nicht äquatorial, sondern unter einem gewissen Winkel zur Körperachse, so dass bei der ventralen Ansicht des Eies nur sein vorderer Rand sichtbar wird.

Gastrula und Schluss des Blastopors. Das verhältnismäßig schnellere Umwachsen des Entoderms durch die Ektodermscheibe am Vorderende des Eies hat natürlich zur nächsten Folge eine acentrale Lagerung des Blastopors, welche schon bei der jüngeren Gastrula deutlich ausgesprochen ist. Fig. 14 stellt ein solches junges Gastrulastadium im Profil dar, welches die Contouren des Blastopors aus der Lagerung der Kalymmocyten erschließen lässt. Die Höhle zwischen Ektoderm und Entoderm halte ich für ein Kunstproduct, da sie bei manchen Eiern gar nicht zum Vorschein kommt; ich muss hier aber bemerken, dass ihr Vorkommen die Beobachtung gar nicht stört, im Gegentheil kann man an solchen Eiern Form und Lage der Entoderm- und Mesodermzellen noch deutlicher wahrnehmen, als bei denen, wo das Entoderm dem Ektoderm dicht anliegt. Die Verschiebung des Blastopors nach hinten tritt hier, da er noch einen großen Umfang hat, nicht besonders scharf hervor. Die Ektodermzellen, welche bedeutend kleiner geworden sind (*Ec*), erreichen an

der ventralen Eifläche ihre größte Dicke und platten sich gegen den Blastopor ab, so dass dieser von den fein zugespitzten Randtheilen derselben umgeben erscheint. Unter den inneren Zellen, die ich im letzten Stadium bereits als Entoderm- und als Mesodermzellen bezeichnet habe, kann man jetzt auch diese beiden Zellenarten unterscheiden. In den sagittalen großen Zellen darf man die früher mit E, F^1 und F^2 bezeichneten Entodermzellen, die in dorsoventraler Richtung bedeutend gewachsen und jetzt beinah cylindrisch geworden sind, vermuthen. Zu beiden Seiten davon liegen die lateralen, ungefähr viereckigen Zellen, welche ihrer Lage nach den Entomeren G^1, G^2 und G^3 des vorhergehenden Stadiums entsprechen. Sie sind aber in viel größerer Anzahl als früher vorhanden, und ob sie alle die Mesodermzellen darstellen, kann ich nicht mit Bestimmtheit behaupten, weil gerade zu derselben Zeit die Entodermzellen sich quer zutheilen beginnen, und die Abkömmlinge dieser Zellen manchmal eine viereckige Gestalt annehmen und neben den Mesodermzellen liegen, so dass es in manchen Fällen schwer zu bestimmen ist, ob wir es mit Mesodermzellen oder durch die Quertheilung entstandenen Entodermzellen zu thun haben.

Die eben erwähnte Quertheilung der Entomeren setzt sich ziemlich schnell fort, so dass etwas später, wenn der Blastopor noch immer ziemlich groß ist, das Entoderm bereits aus 2 Zellenschichten über einander besteht. Ein solches Ei ist in Fig. 15 im optischen Querschnitte dargestellt. Der Blastopor ist bedeutend verengert, vollständig durch die Kalymmocyten verstopft und tritt desswegen an solchen Präparaten sehr deutlich hervor. Das Vorkommen der Kalymmocyten in Form einer Gruppe, die den Blastopor erfüllt und die ich als Kalymmocytenpfropf (*Kcp*) bezeichnen will, ist aus den vorhergehenden Stadien verständlich. Alle Kalymmocyten hatten sich ja an den Rändern des Blastopors angesammelt. Diese Lage behalten sie auch bei, wenn der Blastopor sich zusammenzieht, aber in Folge seiner allmählichen Verengerung schließen sie sich natürlich immer mehr und mehr an einander, bis sie einen Klumpen bilden, welcher den Blastopor vollständig erfüllt. Durch dieses Verhalten der Kalymmocyten darf man vielleicht die kleine Einstülpung des Entoderms am Boden des Blastopors erklären, die man als rudimentäre Embolie betrachten könnte (vgl. Fig. 15 *Bp*). Meiner Meinung nach ist sie das Resultat der rein mechanischen Bedingungen, speciell des Druckes des Kalymmocytenpfropfs. Die Entodermzellen haben an Zahl beträchtlich zugenommen und sind dabei bedeutend gewachsen.

Der auffallende Zuwachs des Entoderms auf dem jetzigen Stadium im Vergleich mit dem vorhergehenden kann nur durch die Annahme sehr günstiger Ernährungsbedingungen des Eies erklärt werden; wie dieselben zu Stande kommen und worin sie bestehen, habe ich nicht ermittelt. Im Entoderm kann man nun zwei Schichten, eine ventrale und eine dorsale, unterscheiden. Jene besteht aus größeren Zellen als diese, deren Zellen etwa fächerförmig vom Blastoporus nach beiden Seiten des Körpers gerichtet sind. Zwischen den großen und in der eben angedeuteten Art gestellten Entodermzellen und der Ektodermschicht trifft man jederseits vom Blastopor 2 kleinere Zellen (Fig. 15 *Ms*) und erkennt darin ihrer Lage nach die früher besprochenen Mesodermzellen wieder. Sie zeichnen sich vor den Entodermzellen durch ihre viel geringere Größe aus.

Die Untersuchung der Eier in verschiedenen Furchungsstadien von der Rückenseite zeigt, dass der Blastopor bis zum Schluss immer rundlich ist. Eine solche Gestalt kann nur durch die gleichmäßige, obwohl nicht gleichzeitige Umwachsung des Entoderms durch die Ektodermscheibe von allen Seiten her zu Stande kommen, so dass seine ursprüngliche weite und rundliche Öffnung sich allmählich zusammenzieht, ohne dabei ihre anfängliche Gestalt zu verlieren. Ein Zusammentreffen der Seitenränder, das zur Umwandlung der rundlichen Form des Blastopors in eine ovale oder schlitzförmige führen könnte, findet hier nicht statt. Fig. 16 stellt ein Ei von der Bauchseite dar, bei welchem der Blastopor bereits ziemlich eng ist (*Bp*). Die Form desselben tritt in diesem Präparate nicht nur wegen der schön gefärbten Kalymmocyten, die den Blastopor erfüllen, sondern auch wegen der ziemlich scharfen Contouren der ihn begrenzenden Zellen (a, c, c^1, d, d^1, e, e^1, f, f^1) recht deutlich hervor. Letztere sind im Allgemeinen dreieckig und mit ihren Spitzen dem Blastopor zugewandt; desswegen erscheinen sie auf den ersten Blick radial angeordnet. Wenn man aber die Vertheilung dieser Zellen genauer ansieht, so kann man auch darin eine Andeutung der bilateralen Symmetrie nicht verkennen. Der vordere Rand des Blastopors wird von einer einzigen Zelle gebildet, die ich mit dem Buchstaben a bezeichnet habe. Von dieser Zelle an sind die übrigen Zellen, welche den Blastopor seitlich begrenzen, paarweise angeordnet, so dass man auf der rechten und linken Seite die entsprechenden Zellen auffinden kann, die ich mit gleichen Buchstaben bezeichnet habe. So liegen unmittelbar hinter a die Zellen c und c^1, die nicht nur ihrer Lage sondern auch ihrer Form nach einander ähnlich sind; eine solche

symmetrische Anordnung kann man auch zwischen den folgenden Zellen d und d^1, e und e^1, f und f^1 entdecken. Zwischen den hintersten Randzellen f und f^1 liegt eine Zelle eingekeilt (b), die den Hinterrand des Blastoporringes schließt und mit der Zelle a ihrer Lage nach correspondirt. Ich glaubte früher auf diese scheinbar symmetrische Anordnung einen großen Werth legen zu dürfen und erwartete, der Schluss des Blastopors komme durch das Zusammentreffen der Seitenränder desselben zu Stande. Die Untersuchung der Endstadien der Furchung hat mich jedoch von der Richtigkeit dieser Voraussetzungen nicht vollkommen überzeugt. Freilich habe ich Bilder bekommen, die etwa auf diese Art des Schlusses hinweisen, aber gleichzeitig damit treten andere Erscheinungen auf, welche dieser Annahme widersprechen. In Fig. 18 ist ein Blastopor unmittelbar vor dem Schluss abgebildet. Er ist rundlich, aber am Vorderende etwas in die Länge gezogen. Von hier aus sieht man eine feine Linie *Bp* abgehen, welche zwischen den longitudinalen Zellreihen verläuft, die in unmittelbarem Zusammenhang mit den Randzellen *Ec* des Blastopors stehen. Wenn wir die longitudinalen Reihen auch zu den Begrenzungen des Blastopors rechnen, so sieht dieser wie ein Schlitz aus, gerade als ob sein Schluss durch Verwachsung seiner beiden Seitenränder zu Stande kommen sollte. Wenn wir aber die verhältnismäßig ansehnliche Größe dieser vermeintlichen Schlusslinie beachten und die Größe des Blastopors incl. dieser Linie mit der des vorhergehenden Stadiums vergleichen, so werden wir gewiss bei solcher Interpretation mit bedeutenden Schwierigkeiten zu thun haben. Da nämlich alsdann der Blastopor jetzt viel länger erscheinen würde, als vorher, so müssten wir, um die früher ausgesprochene Auffassung anzunehmen, eine Verlängerung desselben voraussetzen, zu deren Berechtigung wir eigentlich keine Gründe haben. Viel einfacher werden wir meiner Meinung nach die beiden Zellenreihen *Np* als die Differenzirung der Portion des Ektoderms vor dem Blastopor betrachten, welche höchst wahrscheinlich als die Anlage der Medullarplatte zu deuten ist. Eine solche Deutung wird durch die weiteren Stadien vollkommen bestätigt (Fig. 19). Die Abbildung, auf die ich jetzt verweise, stellt nämlich eine Profilansicht des Eies am Ende des Schlusses des Blastopors dar. Die Stelle, wo er war, ist durch eine seichte Grube (*Bp*) angedeutet, welche hinten durch den hinteren Theil der Ektodermscheibe (hintere Lippe), vorn durch den vorderen Theil derselben (vordere Lippe) begrenzt wird. Die hintere Lippe ist rundlich abgestumpft, die vordere besteht in der Nähe des Blastopors

aus einer Reihe (bei Profilansicht) distincter viereckiger Zellen, deren ich 4 gezählt habe und die sich von den davor liegenden Ektodermzellen durch ihre regelmäßige Form unterscheiden. Diese Zellenreihe, oder vielmehr Zellenreihen — denn es sind gewiss wenigstens 2 vorhanden, ich konnte ihre Zahl nicht bestimmen — entspricht der Lage nach einerseits den eben besprochenen longitudinalen Zellenreihen, die vom Blastopor nach vorn ziehen, andererseits der Anlage des Nervensystems, die in späteren Stadien auf derselben Stelle viel schärfer zum Vorschein kommt. Desswegen bezeichne ich diese Zellenplatte von nun ab als Medullarplatte.

Wir müssen endlich die während der letzten Stadien sich abspielenden Vorgänge im Mesoderm etwas näher besprechen. Es stellt in dem Stadium, in dem wir es verlassen haben (Fig. 16), ein Paar symmetrische und aus mehreren Zellen bestehende Platten seitlich vom Entoderm dar. In dem nächsten Stadium, wo der Blastopor bereits sehr klein erscheint, haben die Zellen an Zahl bedeutend zugenommen, so dass sie schon zweischichtig erscheinen (Fig. 17). Wenn der Blastopor sich schließt, so findet man an derselben Stelle bereits 2 ziemlich große Zellenplatten, die aus vielen ziemlich kleinen Zellen bestehen und sich vom Blastopor aus zu beiden Seiten der Medullarplatte ausbreiten (Fig. 19 *Ms*).

Indem ich nun das Capitel über Furchung und Keimblätter schließe, will ich kurz die Hauptvorgänge bei *Diplosoma* mit denen der anderen Ascidien vergleichen. Die meisten hierher gehörigen Untersuchungen beziehen sich auf die einfachen und socialen Ascidien. In Bezug auf Furchung und Keimblätter der Synascidien haben wir nur die sehr genauen und ausführlichen Untersuchungen von Davidoff, die leider bis jetzt nicht ganz vollendet sind. Davidoff hat aber seine Ergebnisse mit den Angaben anderer Beobachter verglichen, und da die ersten Vorgänge bei *Diplosoma* denen von *Distaplia* in mancher Beziehung ähnlich sind, so kann ich dieses Thema knapp behandeln.

Obwohl die ersten Furchungsstadien bei allen Ascidien anscheinend sehr ähnlich verlaufen, so stimmen doch die Angaben der Forscher nicht immer überein und widersprechen selbst oft einander. So in Bezug auf die Viertheilung. Obwohl Seeliger[1] und

[1] Entwicklungsgeschichte etc. (s. oben pag. 380 Anm. 1) pag. 48.

van Beneden & Julin[1] darin übereinstimmen, dass bei *Clavellina* (*C. Rissoana* nach van Beneden & Julin und *C.* sp.? nach Seeliger) die 4 Blastomeren einander nicht gleich sind, sondern dass man 2 kleinere und 2 größere unterscheiden kann, so deuten sie diese Blastomeren doch ganz verschieden. Nach Seeliger sind »die kleinen Zellen den vorderen, die größeren den hinteren Körpertheil zu bilden bestimmt«, nach van Beneden & Julin ist dies gerade umgekehrt. Dieser Unterschied kann kaum darauf beruhen, dass zwei Species zur Untersuchung vorgelegen haben. Davidoff hat an *Distaplia* keine Größenunterschiede zwischen den 4 Blastomeren gesehen, und ich stimme mit ihm für *Diplosoma* vollkommen überein. Es scheint jedenfalls, dass die Unterschiede zwischen den 2 vorderen und den 2 hinteren Blastomeren nicht bei allen Ascidienarten in gleicher Weise ausgeprägt sind; daraus geht aber nicht hervor, dass bei der Viertheilung der vordere und der hintere Theil des Embryos noch nicht angedeutet seien. Im Gegentheil, sollen die beiden ersten Meridionalfurchen bei den Ascidien denen der anderen Thiere gleichwerthig sein, so ist damit schon angegeben, dass sie zunächst das Ei in sagittaler und dann in frontaler Richtung theilen, d. h. dass sie zunächst die beiden Seitenhälften und dann den vorderen Theil von dem hinteren abtrennen. Es ist dabei vollkommen gleichgültig, ob die Blastomeren des vorderen Theiles sich von denen des hinteren durch ihre Größe unterscheiden oder nicht.

Eins der wichtigsten Ergebnisse der Untersuchungen über die Furchung der Ascidien, die wir E. van Beneden & Julin verdanken, ist der Nachweis des bilateral-symmetrischen Planes der Furchung, welchen man nach den genannten Forschern bis auf die ersten Furchungsstadien zurück verlegen kann. Zu demselben Schluss ist auch Seeliger gekommen. Ich kann ihn an *Diplosoma* vollkommen bestätigen. Die bilateral-symmetrische Anordnung der Ekto- und Entomeren tritt bei dem gefurchten Ei von *Diplosoma* sehr scharf hervor, und zwar ist die Vertheilung der Blastomeren hier überraschend ähnlich der im Ei von *Clavellina*. Man braucht nur Fig. 9 von van Beneden & Julin[1] mit meiner Fig. 13 zu vergleichen, um sich von dieser Analogie zu überzeugen. Ich habe auch bei der Beschreibung der Furchungsstadien (oben pag. 386) darauf aufmerksam gemacht, dass man nicht nur die sagittale Ebene,

[1] E. van Beneden & Ch. Julin, La segmentation chez les Ascidiens. in: Arch. Biol. Tome 5 1884 pag. 111 ff. (pag. 114).

sondern auch die frontale in der Ektodermscheibe unterscheiden kann, und dass die Ektodermscheibe in Folge dessen die 4 Quadranten zeigt, welche auf die 4 Ektomeren der Achttheilung zurückgeführt werden können.

Es müssen hier indessen auch einige bedeutende Unterschiede in der Furchung von *Diplosoma* im Vergleich mit der von *Clavellina* hervorgehoben werden. Sie beziehen sich auf die Deutung der ersten 8 Blastomeren. Nach VAN BENEDEN & JULIN soll die äquatoriale Furche 2 Zellschichten von je 4 Blastomeren scheiden, von denen die eine aus rein ektodermalen, die andere aus gemischten (ektodermalen und entodermalen) Blastomeren besteht. Darauf sollen die 4 dorsalen Blastomeren sich in 8 theilen, von denen die 2 vorderen sich dem Ektoderm anschließen und somit Ektomeren darstellen, die 6 übrigen als Entomeren verbleiben. Dadurch erklärt sich die Sechszahl der Entomeren, welche wir auch bei der Furchung von *Diplosoma* einige Stadien hindurch beobachten. Die Anordnung der 6 Entomeren ist in beiden Fällen vollkommen gleich. Ich habe aber keinen Anschluss der Entomeren an die Ektodermscheibe beobachtet und daher diese eigenthümliche Zahl der Entomeren dadurch zu erklären versucht, dass von den ursprünglichen 4 Entomeren nur 2 sich weiter theilen, während die übrigen 2 auf dem Status quo verbleiben. Die hinteren Entomeren nämlich verwandeln sich später in die Mesodermzellen. Die Untersuchung vieler Eier hat mich zu der festen Überzeugung geführt, dass durch die äquatoriale Furche 2 Zellschichten geschieden werden, die den primären Keimblättern vollkommen entsprechen, und dass aus den 4 ventralen Blastomeren das Ektoderm, aus den dorsalen das Mesoentoderm entsteht. Die Ausbreitung der Ektodermscheibe geht nur durch Theilung der Ektomeren vor sich, während die Entomeren daran keinen Antheil nehmen.

Die Betheiligung der Entomeren an der Epibolie, d. h. an der Umwachsung des Entoderms durch die Ektodermscheibe, wurde aber in einer von der Auffassung VAN BENEDEN's abweichenden Form von DAVIDOFF für *Distaplia* angegeben. Die Ansichten dieses Forschers will ich hier näher besprechen. DAVIDOFF äußert sich über die Gastrulation von *Distaplia* folgendermaßen[1]: »Die Umwachsung des Entoderms durch das Ektoderm vollzieht sich bei

[1] Untersuchungen etc. (s. oben pag. 381 Anm. 1) pag. 579—580.

Distaplia nicht in der ganzen Länge des Embryos in gleichmäßiger Weise: vorn ist sie rein epibolisch, hinten hingegen findet sie unter Betheiligung der dorsalen Entodermzellen (Entodermplatte) statt, welche zugleich mit den betreffenden Ektodermzellen um einen Raum (Pseudogastralgrube) herumwachsen, der später von den Entodermzellen selbst ausgefüllt wird. Dieser in der pseudoembolischen Region des Embryos vor sich gehende Process muss als eine rudimentäre Embolie aufgefasst werden, die trotz ihrer Rückbildung die Verhältnisse der socialen Ascidien in typischer Weise wiederholt.« Freilich existirt auch bei *Diplosoma* eine kleine Ausstülpung des Entoderms, die genau gegenüber dem Blastoporus liegt und als rudimentäre Embolie aufgefasst werden könnte (Fig. 15); sie wird von Kalymmocyten ausgefüllt, ist dabei sehr klein und gleicht sich später ziemlich schnell aus. Ich gebe Davidoff zu, dass diese kleine Entodermeinstülpung als eine rückgebildete Gastralhöhle betrachtet werden kann, obwohl ich sie bei *Distaplia* lieber durch eine mechanische Ursache, nämlich den Druck des Kalymmocytenpfropfes, erklären möchte — ich sehe aber keinen Grund dazu, bei der Umwachsung zwei verschiedene Processe, einen epibolischen und einen pseudoembolischen, sowie zwei Eiregionen (eine epibolische und eine pseudoembolische) zu unterscheiden, und zwar weder bei *Diplosoma*, noch selbst bei *Distaplia*. Die ganze Gastrulation kann in beiden Fällen einfach als eine Epibolie betrachtet werden, bei welcher bekanntlich manchmal eine mehr oder minder scharf ausgeprägte Embolie der Entodermzellen vorkommt; diese weist nur darauf hin, dass die Epibolie eine Modification der Embolie darstellt. Diese rückgebildete Embolie muss natürlich im Bereiche des Blastopors auftreten; daraus folgt aber nicht, dass diese Region als rein pseudoembolisch der übrigen gegenübergestellt werden muss. Wie man aus der Beschreibung und aus den Abbildungen von Davidoff ersieht, unterscheidet sich die Umwachsung des hinteren (pseudoembolischen) Theiles des Eies durch nichts von der des vorderen, obwohl Davidoff besonders betont, dass sie unter Betheiligung der dorsalen Entodermzellen (Entodermplatte) stattfinde. Ich muss gestehen, diese Umwachsung des Entoderms unter Betheiligung der Entodermzellen selbst ist mir unverständlich, und was ich aus der Beschreibung und den Abbildungen ersehen kann, beweist nur, dass die Pseudogastralhöhle während des Schlusses des Blastopors sich mit den Ento- resp. Mesodermzellen füllt, was aber der Betheiligung der Entodermzellen an der Umwachsung des Entoderms fern steht.

Die Art und Weise, wie der Verschluss des Blastoporus vor sich geht, die Formveränderungen desselben während dieses Processes, sind von hervorragender morphogenetischer Wichtigkeit, indem sie die ursprünglichen Bauverhältnisse der wichtigsten Organe an der Rückenseite des Körpers der Chordaten (des Nervenrohres, der Chorda und der Mesodermplatten) und die bilaterale Körpersymmetrie derselben zu verstehen helfen. Die meisten neuesten Forscher auf dem Gebiete der Embryologie der Chordaten stimmen darin überein, dass die ersten Andeutungen dieser »Rückenorgane« bereits am Blastoporrande, welcher aus Ekto- und Entodermzellen besteht, zu erkennen sind. Diesen Schluss leitet man aus der Form des Blastoporus ab, welche er während seines Verschlusses annimmt. Nach den mehr oder minder übereinstimmenden Angaben über diesen Vorgang bei den Chordaten ergiebt sich, dass er sich nicht durch eine gleichmäßige Umwachsung des Entoderms, sondern durch das Zusammentreffen der Ränder desselben vollzieht. Dies wird dadurch erzielt, dass der Blastoporus aus seiner runden Form in eine ovale übergeht, eine bilateral symmetrische Gestalt annimmt; in Folge dessen geht der Schluss der Umwachsung in einer Weise vor sich, welche Roux[1] ganz zutreffend als bilaterale Epibolie bezeichnet. Da genau an dem Orte dieses vermeintlichen Schlusses später die Nervenplatte und andere axiale Organe erscheinen, so lässt man die Ränder des Blastopors bereits die Anlagen des Nervensystems (im Ektoderm) und der Chorda und Mesodermplatten (im Entoderm) enthalten. Davidoff formulirt diese Verhältnisse für die Ascidien und *Amphioxus* in folgendem Satze (pag. 586): »Man darf also sagen, dass die Rückenorgane der Ascidien und des *Amphioxus* aus zwei seitlich symmetrischen, Anfangs durch die ganze Breite des Blastoporus von einander entfernten Anlagen entstehen, welche in der dorsalen Medianlinie immer näher an einander rücken und vorn zuerst, später in der ganzen Medianlinie des Rückens zur Vereinigung kommen.«

Obwohl ich auf die eben besprochenen Erscheinungen viel Werth lege, so kann ich sie doch bei *Diplosoma* nicht bestätigen. Trotz vieler Bemühungen, die von dem Zusammentreffen der Blastoporränder herrührende Rhaphe zu finden, ist mir dies nicht gelungen. Im Gegentheil habe ich immer in den spätesten Stadien der Epibolie

[1] W. Roux, Über die Lagerung des Materials des Medullarrohres im gefurchten Froschei, in: Anat. Anzeiger 3. Jahrg. 1888 pag. 697 ff.

den Blastopor als rundliche Öffnung angetroffen. Ihre Ränder wurden von den radial angeordneten Ektodermzellen begrenzt. Aus dieser Anordnung der Elemente, die sich am Aufbau der Nervenplatte betheiligen müssen, kann ich jedenfalls den Schluss von der symmetrischen Anlage der Medullarplatte nicht ziehen und muss vielmehr aus meinen Untersuchungen die Folgerung ziehen, dass die Nervenplatte nach dem Schluss des Blastopors in Form einer axialen Ektodermverdickung zum Vorschein kommt. Was dagegen die Entwicklung des Mesoderms betrifft, so habe ich seine Symmetrie bis auf die jüngsten Stadien zurück verfolgt, wo es erst durch 2 hintere Entomeren dargestellt wird. Die symmetrische Anordnung der Abkömmlinge dieser Urmesodermzellen kann in einer Reihe Stadien bis zum Verschluss des Blastopors nachgewiesen werden. Noch später stimmt die Lage der beiden Mesodermplatten bei *Diplosoma* mit derjenigen von anderen Ascidien (*Distaplia* und *Clavellina* nach Davidoff und van Beneden & Julin) vollkommen überein. Die beiden Mesodermplatten entsprechen ja ihrer Lage nach der Form des Blastoporus aus den Stadien der Epibolie, wo sie sich eben bilden, und folgen den späteren Umwandlungen desselben nicht.

3. Organogenese und Ausbildung beider Individuen des Zwillingsembryos.

Die Reihenfolge, in welcher die Anlagen der Organe im Embryo von *Diplosoma* auftreten, ist derjenigen anderer Ascidien vollkommen ähnlich, nur unterscheidet sich die Form der Anlagen bedeutend. Das erste Organ, welches schon beim Schluss des Blastopors angelegt erscheint, ist das Nervensystem, und ihm folgt unmittelbar die Chorda; etwas später differenzirt sich die Anlage des Kiemendarmapparates, welche schon bei ihrem Auftreten aus einem mittleren und zwei lateralen Säcken besteht und sich dadurch von der primären Höhle anderer Ascidien, die bekanntlich einfach ist, unterscheidet. Von diesem Stadium an verliert der Embryo die bilaterale Anordnung der Organe, indem auf der rechten Seite ein neuer Sack der primären Darmhöhle sich ausbildet, welcher auf der linken fehlt. Gleichzeitig damit geht die Differenzirung des Nervenrohres in die Anlage des Trichters, der Sinnesblase, des Rumpf- und des Rückenmarkes vor sich; ziemlich gleichzeitig damit sprosst rechts aus dem Nervenrohre ein hohler Fortsatz aus, welcher als laterales Nervenrohr bezeichnet sein möge und als Anlage des Nerven-

systems des ventralen Individuums dient. Unmittelbar darauf werden zu beiden Seiten des Nervenrohres die beiden Peribranchialsäcke des dorsalen Individuums in Form von zwei Ektodermeinstülpungen angelegt. Bis zu diesem Stadium ist der Embryo noch ein einziges Individuum und in seiner Entwicklung dem anderer Ascidien sehr ähnlich. Von nun ab tritt aber die Scheidung des Kiemendarmapparates in zwei Theile, einen dorsalen und einen ventralen, hervor, es bildet sich ein neues Paar Peribranchialblasen auf der Ventralseite des Embryos und dient zur Anlage der Peribranchialhöhlen des zweiten (ventralen) Individuums. Wachsthum und Ausbildung dieser in zweifacher Zahl vorhandenen Organe führen allmählich zur Scheidung der beiden Anfangs noch mit einander verbundenen Individuen, die in einer gemeinschaftlichen Cellulosehülle eingeschlossen sind und zusammen eine Zwillingslarve darstellen. Wir werden bei unserer Beschreibung dieser so eben hervorgehobenen Reihe der Entwicklungsvorgänge folgen.

a. Nervenplatte, Bildung der Nervenrinne und ihr Schluss zum Nervenrohr. Differenzirung des Entoderms und des Mesoderms (Taf. 17 u. 18 Fig. 20—25).

Das jüngste Stadium, welches unmittelbar auf den Schluss des Blastopors folgt, ist auf Taf. 17 Fig. 20 im Profil abgebildet. Ich habe daran keine Spur des Blastopors mehr aufgefunden, aber da wo in dem zuletzt beschriebenen Stadium (Fig. 19) die Ektodermverdickung war, die wir als Nervenplatte bezeichnet haben, ist auch jetzt noch eine ansehnliche Ektodermverdickung vorhanden (Fig. 20 *Np*), die unzweifelhaft die Anlage des Nervensystems darstellt. Man kann sich hiervon durch den Vergleich des eben betrachteten Eies mit den weiter entwickelten (Fig. 21 und 22) überzeugen, da bei diesen die mehr ausgesprochene Anlage des Nervenrohres dieselbe Stelle wie die erwähnte Nervenplatte einnimmt. Die Nervenplatte ist ziemlich klein und aus einer Schicht ziemlich hoher cylindrischer Zellen zusammengesetzt. Unter ihr liegt das Mesoderm, welches aus viel kleineren Zellen, als das ihm anliegende Entoderm besteht. Dieses ist eine compacte Masse polygonaler Zellen, die nur an der Rückenseite eine kleinere, mit distincten Kernen versehene Schicht erkennen lässt. Letztere stellt eigentlich denjenigen Theil des Entoderms dar, woraus sich die primäre Darmhöhle entwickelt (*Dp*). Daraus folgt, dass man schon in diesem jungen Stadium die beiden Theile

des Entoderms, den gastralen, welcher das Material für die Bildung der Darmhöhle liefert, und den prägastralen, welcher als Nährmaterial verbraucht wird, unterscheiden kann.

In dem nächsten Stadium (Fig. 21), welches vom Rücken abgebildet ist, hat sich die Nervenplatte zur Nervenrinne (*Nri*) eingestülpt. Aus den Frontalschnitten, die ich von dem in Fig. 21 abgebildeten Eie gemacht hatte, ergiebt sich, dass die Nervenrinne aus mehreren Zellreihen besteht. Die Form der Rinne ist dabei verschieden: im vorderen Theile (Fig. 21 A, *Np*) ist die Nervenplatte noch ziemlich flach, im hinteren (Fig. 21 B, *Nri*) schon bedeutend eingestülpt. Sie besteht aus ziemlich hohen Zellen, die durch ihre größere Länge sich vor den übrigen Ektodermzellen auszeichnen. Aus dem Vergleich beider Schnitte geht hervor, dass die Verwandlung der Nervenplatte in die Nervenrinne durch Einstülpung von hinten nach vorn fortschreitet. Ich will endlich das Auftreten einer ziemlich bedeutenden Anzahl Kalymmocyten (*Kc*) in der Nervenrinne notiren; man trifft dies auch noch später an.

Fig. 22 stellt ein Ei dar, wo bereits die Nervenrinne zu einem Rohr geschlossen ist, welches aber nur sehr klein ist und nur im hinteren Theile des Eies liegt. Leider ist es mir nicht gelungen, von einem solchen Ei Schnitte zu bekommen, um die Form des vorderen Theiles der Nervenanlage näher kennen zu lernen. Diese Lücke glaube ich aber durch die Untersuchung von Schnitten des folgenden Stadiums (Fig. 23) ausfüllen zu können, wo das Nervenrohr noch nicht ganz geschlossen ist, also verschiedene Stadien des Schlusses beobachten lässt. In Fig. 22 ist es noch zu klein, so dass es sich an den aufgehellten Eiern nur im optischen Querschnitte beobachten lässt; bei dem in Fig. 23 abgebildeten Ei ist es dagegen bedeutend entwickelt und reicht bis zu $^2/_3$ der Länge des Eies. Sein Vorderende ist noch offen, wie man bereits durch Beobachtung der aufgehellten Eier sieht. An den Schnitten treten diese Verhältnisse noch deutlicher hervor.

Taf. 18 Fig. 24—24 E stellt eine Querschnittserie von vorn nach hinten aus einem der Fig. 23 ähnlichen Ei dar. In den 3 ersten Schnitten ist das Nervenrohr noch offen und in dem vordersten noch ziemlich breit und flach. Die Nervenrinne besteht aus 6 Zellreihen, die ziemlich symmetrisch zu je 3 Zellen auf beiden Seiten der Längsachse angeordnet sind. In Fig. 24 B ist die Stelle getroffen, wo sich die Nervenrinne gerade schließt. Sie ist sehr tief, und ihre Ränder treffen zusammen. Sie besteht aus denselben 6 Zellen, von

denen 4 dem Boden angehören, die beiden anderen die Randzellen bilden. Diese liegen bereits so nahe einander an, dass sie sich berühren; offenbar vollziehen sie den Schluss der Rinne. Wenn indessen dieser Vorgang nur auf dem Zusammentreffen der eben erwähnten Randzellen beruhte, so würde es unverständlich sein, wie das geschlossene Nervenrohr dadurch entstehen sollte. Man trifft nämlich schon in dem nächsten Schnitte ein ganz geschlossenes Nervenrohr, welches von einer Schicht etwas abgeplatteter Ektodermzellen bedeckt ist. Das Räthsel kann aber ziemlich leicht gelöst werden, wenn wir das eben geschlossene Nervenrohr genauer untersuchen. Es besteht eben nicht aus 4 Zellen, wie es der Fall sein müsste, wenn der Schluss sich durch einfaches Zusammentreffen der Randzellen der Nervenrinne vollzöge, sondern aus 5 Zellen, von denen 4 den Boden und die Seiten des Nervenrohres ausmachen, die fünfte (*Dz*) aber es von oben schließt. Diese Zelle, welche ich die Dachzelle zu nennen pflege, zeichnet sich vor allen übrigen bedeutend aus, indem ihr Protoplasma stets blasser ist, als das der anderen Zellen. Wie entsteht nun diese Zelle? Diese Frage lässt sich beantworten, wenn wir Fig. 24 C mit 24 B vergleichen. Wir sehen nämlich, 1) dass die Randzellen in Fig. 24 B sich von den ihnen anliegenden Zellen des Ektoderms durch ihre bedeutende Größe unterscheiden, 2) dass die das Nervenrohr bedeckenden Ektodermzellen bedeutend kleiner als die übrigen sind, 3) dass die Dachzelle eine axiale Lage einnimmt und einen Pfropfen bildet, welcher das Nervenrohr zuschließt. Alle diese Umstände lassen uns den Schluss der Nervenrinne folgendermaßen zu geschehen erscheinen: wenn die beiden Randzellen zusammentreffen und endlich mit einander verwachsen, so wird die eine in Folge des Druckes, welche die anliegenden Ektodermzellen auf sie ausüben, sich nach innen einstülpen und, da sie genau oberhalb der noch ungeschlossenen und nur vom Ektoderm bedeckten Nervenrinne liegt, bei ihrer Einstülpung die Nervenrinne schließen und zum Rohr umwandeln. Die andere Randzelle hingegen bleibt zwischen den Ektodermzellen, wird selber zu einer solchen, und so muss denn auch die Dachzelle eigentlich zu den Ektodermzellen gerechnet werden. Daraus lässt sich vielleicht der Unterschied im Bau derselben von dem der anderen Zellen des Nervenrohres erklären. Später verschwindet dieser übrigens, und die Dachzelle wird den anderen Nervenzellen gleich.

Die eben beschriebene Art des Verschlusses der Nervenrinne ist der bei *Distaplia* nach Davidoff sehr ähnlich. Nach Davidoff soll sich

nämlich der Verschluss des vorderen Theiles des Medullarrohres unter Betheiligung der Ektodermzellen vollziehen, welche er als Kantenzellen bezeichnet. Obwohl diese bei *Distaplia* in der Zweizahl auftreten, so nehmen sie doch in der Nervenrinne dieselbe Stelle ein, wie die eben besprochenen Randzellen von *Diplosoma*, und da sie außerdem dieselbe Rolle beim Verschluss der Nervenrinne wie die eine von den Randzellen spielen, so können sie als Homologa derselben betrachtet werden. Nach Davidoff soll sich der vordere Theil des Medullarrohres vom hinteren der Entstehung nach dadurch unterscheiden, dass letzterer sich ohne die Betheiligung der Ektodermzellen bildet. Ich kann leider darüber aus eigener Erfahrung nicht urtheilen, da ich ihn bei *Distaplia* nicht beobachtet habe. Wenn ich aber nach dem Bau des geschlossenen Medullarrohres urtheilen darf, so komme ich zu ganz entgegengesetzten Resultaten. In Folge des Ausschlusses der Ektodermzellen von der Bildung des hinteren Theiles des Medullarrohres von *Distaplia* besteht dieser aus viel weniger Zellen, als der vordere: in seine Zusammensetzung gehen nur 4 Zellreihen der Medullarplatte ein, und daher besteht er nur aus 4 Zellreihen, während im vorderen Theile zu diesen 4 Reihen noch 2 Reihen Ektodermzellen (Kanten- oder Dachzellen Davidoff's) kommen. Bei *Diplosoma* traf ich ganz andere Bauverhältnisse an: hinten ist die Zahl der Nervenzellen größer als vorn, wie man aus den Schnitten Fig. 24 D und E ersieht. Im vorderen von diesen beiden Schnitten (Fig. 24 D) giebt es nämlich 6, im hinteren (Fig. 24 E) 7 Nervenzellen. Das Lumen des Nervenrohres (Canalis centralis) nimmt an Umfang von vorn nach hinten ab, und auf dem hintersten Schnitte dieser Serie hört das Nervenrohr ganz auf. Hier möchte ich noch bemerken, dass ich keine Spur eines Canalis neurentericus beobachtet habe. Der Mangel daran steht offenbar mit der Abwesenheit der primären Darmhöhle oder mit dem späten Auftreten derselben in Zusammenhang.

Differenzirung des Mesoentoderms. Bei der Beschreibung des Schlussstadiums der Furchung haben wir bemerkt, dass die innere Masse des Eies aus zweierlei Elementen, dem eigentlichen Entoderm und dem Mesoderm (Taf. 17 Fig. 19 *En* und *Ms*) besteht. Genau genommen lässt sich die Differenzirung dieser beiden Elemente viel weiter zurück bis zu den jüngeren Furchungsstadien verfolgen, wo das Mesoderm durch die 2 hinteren Entomeren dargestellt ist. Obwohl damit eine sehr frühe Differenzirung beider Keimblätter bewiesen wird, und diese jedes für sich betrachtet werden können,

so stehen sie doch mit einander in enger Verbindung. Die topographischen Verhältnisse beider Keimblätter zu einander sind morphologisch so wichtig, dass ich letztere trotz ihrer Differenzirung gemeinschaftlich als Mesoentoderm bezeichnen will.

Den Bau beider Theile des Mesoentoderms haben wir schon bei der Betrachtung der früheren Stadien an aufgehellten Eiern hervorgehoben. Man kann schon bei dieser ziemlich einfachen Manipulation die Unterschiede zwischen den Mesoderm- und Entodermzellen recht leicht erkennen; sie beziehen sich hauptsächlich auf die Größe dieser Zellen, indem die Mesodermzellen überhaupt kleiner als die Entodermzellen sind; außerdem sind letztere auch dotterreicher, und in Folge dessen treten in ihnen die Kerne viel schwächer als in den Mesodermzellen hervor. Diesem Unterschiede des Baues der beiden Zellarten verdankt man es auch, dass die Mesodermplatten bereits an den aufgehellten und in toto betrachteten Eiern ziemlich scharf hervortreten. Wir haben ferner bemerkt, dass in dem eigentlichen Entoderm früh, nämlich wenn die Nervenplatte eben angedeutet ist, Differenzirungen erfolgen, denen zufolge im Entoderm drei Theile: die Darmplatte, die Chorda und das prägastrale Entoderm auftreten (Fig. 20, 21). Wir wollen nun aber diese Organe an Querschnitten untersuchen, wo sie freilich viel schärfer als an den ganzen Eiern hervortreten, und betrachten zunächst in der Schnittserie Taf. 18 Fig. 24—24 F das Entoderm.

Entoderm. Der vorderste Schnitt ist vor dem Anfang der Mesodermplatten durchgeführt und lässt nur Ektoderm und Entoderm erkennen. Die Entodermzellen sind im unteren Theile des Schnittes polygonal, verhältnismäßig sehr groß und bestehen aus hellem dotterreichem Protoplasma und aus einem Kern, welcher von einem unregelmäßigen Hof feinkörnigen Plasmas umgeben ist. Im oberen Theile des Schnittes, unmittelbar unter der Nervenrinne, nehmen die Entodermzellen einen anderen Charakter an: sie sind ungefähr cylindrisch, viel kleiner als die übrigen Zellen des Entoderms, und in einer Schicht angeordnet, so dass sie unmittelbar unter der Nervenrinne eine Platte bilden (Fig. 24, 24 A und B *Dp*). Diese Entodermplatte nimmt im Ei dieselbe Stellung ein, wie später die Darmhöhle und ist auch die Anlage der primitiven Darmhöhle. Es ist nämlich derjenige Theil des Entoderms, welchen ich oben als Darmplatte bezeichnet habe. Sie ist noch ziemlich klein und kann nur auf den drei auf einander folgenden Schnitten nachgewiesen werden. Das Vorderende der Darmplatte (Fig. 24 *Dp*) ist seitlich etwas nach unten eingebogen

und umschreibt einen kleinen Raum, der aber einer eigenen unteren Wand entbehrt und von unten her durch die Entodermzellen (das prägastrale Entoderm) begrenzt ist. Diese Höhle betrachte ich als die Anlage der primären Darmhöhle, und zwar aus dem Grunde, weil diese später genau an derselben Stelle zum Vorschein kommt. In dem folgenden Schnitte (Fig. 24 A, *Dp*) tritt die Darmhöhle nicht mehr auf; die Darmplatte, die unter der Nervenrinne scharf von den unterliegenden Entodermzellen getrennt ist, nach den Seiten aber allmählich darin übergeht, besteht aus einer einzigen Schicht quadratischer Zellen und ist in der Mitte durch die Nervenrinne etwas eingestülpt. Denselben Bau zeigt sie auch in dem folgenden Schnitte (Fig. 24 B), obgleich ihre Contouren nicht so scharf, wie in beiden vorderen Schnitten sind.

Das ganze übrige Entoderm besteht aus unregelmäßigen Zellen, deren Contouren nicht überall auf den Querschnitten deutlich erscheinen. In der oberen Hälfte sind diese Zellen kleiner als in der unteren, und ihre Grenzen treten viel schärfer hervor.

Chorda dorsalis. Ihre Anlage, welche ich an den aufgehellten Embryonen aus dem Stadium der Fig. 22 beobachtete, ist ein axialer Klumpen Entodermzellen. Ihre Entstehung aus dem Entoderm ist unzweifelhaft; es ist auch möglich, dass sie bereits viel früher angelegt ist, etwa, wie dies Seeliger und van Beneden bei *Clavellina* gezeigt haben, doch konnte ich eine solche Anlage bei *Diplosoma* nicht unterscheiden. Die Verhältnisse der Chorda zum Entoderm treten in den Querschnitten viel schärfer hervor als an den total betrachteten Embryonen. Fig. 24 D—F giebt eine Reihe Schnitte durch den Embryo von Fig. 23 wieder, und zwar durch die Stelle, wo die Chorda bereits sich vom übrigen Entoderm differenzirt hat. Das Entoderm im Schnitte Fig. 24 D lässt einen größeren dorsalen Theil, welcher eben die Anlage der Chorda ist, und einen kleineren ventralen erkennen, der durch seinen Bau von dem letzten sich unterscheidet. Die Anlage der Chorda besteht aus mehreren großen, etwas in einander eingekeilten Zellen, welche durch Reichthum an Dotter blass erscheinen; der ventrale Theil des Entoderms, welcher eigentlich dem Schwanzentoderm der Ascidienembryonen entspricht, ist aus großen, undeutlich begrenzten Zellen zusammengesetzt, die man auch in den vorderen Schnitten beständig antrifft. In dem folgenden Schnitte (Fig. 24 E) sind die Größenverhältnisse der Chorda und des Entoderms bedeutend verändert: jene nimmt einen bedeutenden Theil des ganzen Entoderms ein und besteht aus großen, in

2 Reihen angeordneten Zellen; das ventrale Entoderm bildet kleine polygonale Zellen mit deutlichen Kernen und tritt in Form eines Zellklumpens zwischen den beiden Mesodermplatten auf. In dem nahe dem Ende des Embryos geführten Schnitte (Fig. 24 F) ändert sich das ganze Bild in so fern bedeutend, als alle früher bestehenden Organe, das Nervensystem und das Entoderm, geschwunden sind; es bleibt nur die Chorda, die unmittelbar dem Ektoderm anliegt. Sie zeigt eine sehr eigenthümliche Anordnung ihrer Zellen, indem diese sich radial um eine kleine Höhle gruppiren, und es scheint also, dass im Inneren des hinteren Endes der Chorda ein Canal besteht, welcher von den radialen Chordazellen umgeben und wohl nur sehr kurz ist, da ich ihn auf den weiteren Schnitten nicht mehr auffinden konnte.

Die Entwicklung der Chorda bei *Diplosoma* steht der von *Distaplia* am nächsten (vgl. Davidoff pag. 623—628), in so fern diese ebenfalls ziemlich spät auftritt und durch die Differenzirung des compacten Entoderms entsteht. Ich muss aber doch einen bedeutenden Unterschied zwischen den beiden Ascidien betonen: nach Davidoff soll die Anlage der Chorda im Zusammenhang mit dem Auftreten der Darmhöhle entstehen, bei *Diplosoma* hingegen steht sie in keinem Zusammenhang mit der Darmhöhle, indem sie viel früher als diese und auch bedeutend fern von der Stelle entsteht, wo später die primäre Darmhöhle erscheint.

Mesoderm. Aus der Betrachtung der Taf. 17 Fig. 20, 22 und 23 abgebildeten Embryonen kann man ersehen, dass die beiden Mesodermplatten hauptsächlich den hinteren Theil des Embryos einnehmen. Im Stadium der Fig. 23 reichen sie nach vorn bis dahin, wo das Nervenrohr bereits geschlossen ist. Die Lage dieser vorderen Grenze der Mesodermplatten lässt sich ziemlich genau bestimmen, wenn wir annehmen, dass die offen bleibende Nervenrinne ungefähr mit der Grenze zwischen der späteren Gehirnblase und dem Rumpfmark zusammenfällt. Diese Lage stimmt auch mit der, welche die Mesodermplatten selbst später einnehmen: ihr Vorderstück (Fig. 24 C) schließt sich dem Nervenrohr ziemlich dicht an und bildet eine dünne, nur eine Zellenschicht mächtige Platte, die nach beiden Seiten bis zur Hälfte des Schnittes reicht. Einige Schnitte weiter nach hinten (Fig. 24 *D*) nehmen die Mesodermplatten an Dicke zu und sind aus 2 Zellschichten zusammengesetzt. Ihre Verdickung bezieht sich hauptsächlich auf die distalen Theile, während die proximalen nur aus 1 Zellreihe bestehen. Noch weiter nach hinten breiten sie sich nach

der Unterseite aus und nehmen in dem Schnitte Fig. 24 E die lateralen Theile ein. Sie treten dabei in innigsten Zusammenhang mit dem Entoderm und zeigen in dieser Beziehung mehrere interessante Verhältnisse. Das früher erwähnte ventral unter der Chorda dorsalis gelegene Stück des Entoderms verbindet sich nämlich mit den Mesodermplatten; es entsteht dadurch das Bild, als ob von dem axialen Entoderm die beiden Mesodermplatten zu beiden Seiten der Chorda entsprängen. Die Beziehung des Entoderms zu den Mesodermplatten erinnert dadurch am lebhaftesten an die Bilder, welche man bei der typischen Entwicklung der Cölomsäcke aus der primären Darmhöhle wahrnimmt. Nur fehlen bei *Diplosoma* die Höhlen in den beiden Mesodermplatten, so dass sie keineswegs Mesodermsäcke genannt werden können, auch kommt die Darmhöhle wenigstens jetzt noch nicht zum Vorschein, man hat es also bei *Diplosoma* immer mit soliden Anlagen zu thun, während sie bei den echten Cölomaten hohl sind, doch steht das Entoderm zu den Mesodermplatten in solchen Verhältnissen, welche jedenfalls am besten nur aus der Verwandtschaft mit den echten Cölomaten erklärt werden können.

Mit der Bildung der Chorda differenzirt sich allmählich der Schwanztheil des Embryos vom Rumpftheile. Der Embryo wird dabei birnförmig (Fig. 25); sein hinterer Theil, die Anlage des Schwanzes, ist durch eine seichte Rinne von dem vorderen abgesondert. Die Zellen der Anlage der Chorda gewinnen dabei eine charakteristische säulenförmige Anordnung, welche später, bei der Ausbildung des Schwanzes noch schärfer hervortritt. Im Übrigen hat aber die Entwicklung der anderen Organe in diesem Stadium, mit welchem wir dieses Capitel schließen, keine hervorragenden Fortschritte gemacht.

b. Bildung der primären Darmhöhle. Differenzirung des Nervenrohres (Anlage des primären Trichters, der Sinnesblase und des Rumpf- und Rückenmarks). Bildung des lateralen Nervenrohres. Umbildung des Mesoderms. Chorda dorsalis (Taf. 18 Fig. 26—30).

Die Stadien, welche diese Periode betreffen, sind äußerlich durch das allmähliche Anwachsen des Schwanzes charakterisirt, welcher endlich (Taf. 18 Fig. 30) halb so lang wird wie der Rumpf. Gleichzeitig damit treten die Anlagen mehrerer wichtiger Organe (der primären Darmhöhle, des lateralen Nervenrohres) hervor, und differenziren sich

andere bereits früher angelegte (das Nervenrohr). Auch zerfallen die Mesodermplatten im Rumpf.

Bildung der primären Darmhöhle. Bei der Beschreibung der Schnittserie Fig. 24—24 F habe ich hervorgehoben, dass die Anlage der primären Höhle — die Darmplatte — an ihrem Vorderende sich nach unten biegt und jederseits von der Embryonalachse eine kleine Höhle umgrenzt (Fig. 24 *Dms*). Aus den weiteren Stadien erweist es sich, dass die Bildung der primären Darmhöhle auch weiter demselben Entwicklungsplan folgt. Es bilden sich nämlich zuerst ihre seitlichen Theile, die später in Form von zwei Blindschläuchen auftreten, und dann erst der mittlere Theil, der axial unmittelbar dem Nervenrohr anliegt. Taf. 18 Fig. 26—26 B stellen 3 Längsschnitte durch einen Embryo dar, bei dem der Neuroporus (Fig. 26 *Np*) sich eben schließt. Die Schnitte haben die Längsachse nicht genau getroffen. Der axiale ist der, in welchem der Neuroporus durchschnitten ist (Fig. 26). Unter der Anlage der Gehirnblase liegt der Theil des Entoderms, in dem nach der Anordnung der Zellen die Darmplatte leicht erkannt werden kann (*Dp*). Sie besteht aus verhältnismäßig kleinen Zellen. In dem folgenden Schnitte tritt nun der obere Theil der Darmhöhle auf (*Dms*), welche als eine geschlossene, vor der Gehirnblase liegende Höhle erscheint. Sie kann auch noch auf den folgenden Schnitten gefunden werden.

Einen instructiven Einblick in den Bau der primären Darmhöhle gewinnt man auch bei der Betrachtung der aufgehellten Embryonen aus den entsprechenden Stadien. Einer von ihnen ist in Fig. 27 vom Rücken abgebildet. Er ist offenbar etwas älter als der in Fig. 26, steht ihm aber noch ziemlich nahe. Die primäre Darmhöhle (*Dms*) besteht hier aus einer rechten und einer linken Aussackung, die axial genau hinter der Gehirnblase durch ein sehr enges Rohr in Zusammenhang stehen. Diese 3 Theile, der mittlere und die 2 seitlichen, stellen die Anlagen der Abtheilungen des Kiemendarmapparates beider Individuen dar. Bevor sie sich als solche erweisen, erleiden sie einige Veränderungen. Ich will sie desshalb zunächst als rechten und linken Seitenschlauch der primären Darmhöhle bezeichnen und dabei bemerken, dass aus dem rechten und mittleren Theil die beiden Kiemensäcke, aus dem linken der Darm beider Individuen entstehen. Jeder der beiden Seitenschläuche hat die Gestalt eines Dreiecks, dessen Spitze nach vorn, dessen Basis nach hinten gerichtet ist. Sie sind im axialen Theile des Embryos durch ihre basalen Abschnitte mit einander verbunden.

Obwohl die Darmhöhle an den aufgehellten Embryonen vollkommen geschlossen erscheint, ist sie es, wie aus der Untersuchung der Querschnitte folgt, doch noch nicht überall, da ihre Wände nicht nur jetzt, sondern auch etwas später noch nicht vollkommen ausgebildet sind. Eine Reihe Querschnitte aus einem Stadium mit bereits vollkommen geschlossenem Neuroporus, das also etwas älter als das der Fig. 27 ist, zeigt folgenden Bau der primären Darmhöhle (Fig. 29 A—29 C). Im vordersten Querschnitte, welcher den erweiterten Theil der Gehirnblase trifft, bildet sie 2 dreieckige, von einer Schicht entodermaler Zellen begrenzte und von einander vollkommen gesonderte Schläuche, zwischen denen an der Bauchseite das prägastrale Entoderm eindringt (Fig. 29 A, *Dmsr*, *Dmsl*). Etwa 4 Schnitte weiter nach hinten sind schon die beiden Seitenschläuche mit einander verbunden, indem ihre Rücken- und Bauchwandungen unter dem Nervenrohr eine continuirliche Epithellage bilden (Fig. 29 B). Die Höhlen beider Schläuche sind jedoch von einander getrennt, denn die Wände der axialen Theile liegen so dicht beisammen, dass sie die Höhlen der Seitenschläuche vollkommen absperren. Noch 3 Schnitte weiter nach hinten (Fig. 29 C) ändert sich das Bild beträchtlich: die Darmhöhle ist ungefähr hantelförmig und nicht überall von distinctem Epithel begrenzt. Während nämlich Seiten- und Rückenwand schon ein deutliches Epithel haben, zeigt die Bauchwand keineswegs einen so regelmäßigen epithelialen Charakter, indem zwar einige Zellen in Continuität mit den epithelialen Zellen der Darmwand stehen, andere hingegen in die Darmhöhle hineindringen. Hieraus kann man schließen, dass die Bauchwand noch nicht ausgebildet ist. Wieder 5 Schnitte weiter nach hinten sind die Wände der Darmhöhle noch weniger differenzirt: man erkennt im Querschnitte (Fig. 29 D, *Dms*) nur 2 bogige Epithelplatten, welche die Seitentheile der Darmhöhle umgrenzen, oben und unten aber unterbrochen sind, da sich in der axialen unter dem Nervenrohr liegenden Wand keine Epithelzellen zeigen, und da auch in der Bauchwand eine große Öffnung besteht, welche von den ungeordneten Zellen des prägastralen Entoderms zugepfropft ist (Fig. 29 D, *Pgen*). Die mannigfaltig gestalteten Zellen des letzteren bilden einen Klumpen, welcher in die Darmhöhle hineindringt und sie erfüllt.

Die Zusammenstellung der eben geschilderten Beobachtungen führt uns zu dem Schluss, dass 1) von allen Theilen der ziemlich zusammengesetzten primären Darmhöhle die beiden Seitenschläuche die frühesten sind, 2) der mittlere und hintere Theil erst dann zur

Ausbildung kommen, wenn die Seitenschläuche vollkommen fertig sind, und 3) die Darmhöhle aus der ursprünglich flachen Anlage — der Darmplatte — durch Einbiegung ihrer Ränder zu Stande kommt.

Die weitere Ausbildung der primären Darmhöhle äußert sich zunächst im Wachsthum der beiden Seitenschläuche (Fig. 28 und 30). Ihre Form bleibt dabei ziemlich unverändert, wenigstens in so fern als sie ihre frühere dreieckige Gestalt beibehalten (*Dms*). Sie wachsen nun hauptsächlich nach vorn, und diese Wachsthumsrichtung ist vollkommen von der späteren verschieden, da sie sich später hauptsächlich ventralwärts ausbreiten. Ihr histologischer Bau hingegen bleibt ziemlich unverändert.

Differenzirung des Nervenrohres. Wir wollen unsere Beschreibung mit dem Schluss des Neuroporus beginnen, da er einen großen Einfluss auf die weitere Ausbildung des vorderen Theiles des Nervenrohres ausübt. Fig. 26 ist ein Längsschnitt durch die vordere Erweiterung des Nervenrohres, welche wir als Gehirnblase bezeichnen; der Neuroporus will sich gerade schließen. Er liegt nicht ganz genau am vorderen Ende des Nervenrohres, der Gehirnblase, wie es nach den früheren Stadien zu erwarten wäre, sondern ist von demselben etwas nach hinten geschoben worden. Dies ist die Folge des Wachsthums des Bodens der Gehirnblase, welche nach vorn eine kleine blinde Aussackung bildet (*Tr*). Ihre dorsale Wand biegt sich in Folge dessen etwas nach hinten und bildet die vordere Begrenzung des Neuroporus, welchen wir als Vorderlippe desselben bezeichnen können. Die Hinterlippe wird vom hinteren Rand derselben gebildet. Durch das Zusammentreffen und die Verwachsung der beiden Lippen schließt sich der Neuroporus. In Folge dieser Art des Schlusses sind schon jetzt die beiden wichtigsten Theile der Gehirnblase angedeutet: die vordere Erweiterung ist die Anlage des später rohrförmigen Abschnittes der primären Gehirnblase, die man als Trichter (*Tr*) bezeichnen kann; der hintere erweiterte Abschnitt, welcher die Anlage des Trichters an Umfang bedeutend übertrifft, die Gehirnblase s. str., verwandelt sich schon bald in die Sinnesblase und das primäre Gehirnganglion.

In Fig. 29—29 D sehen wir eine Reihe Querschnitte durch einen Embryo, bei dem die Differenzirung der eben erwähnten Organe der Gehirnblase auftritt. Im 1. Schnitte (Fig. 29) ist der vordere Theil der Gehirnblase, der Trichter (*Tr*), getroffen. Er besteht aus großen polygonalen, cylindrischen oder dreieckigen Zellen, welche die cylindrische Höhle umgrenzen. Die freien äußeren Enden dieser Zellen

sind theilweise dem Ektoderm, theilweise dem Entoderm angeschlossen. Der folgende Schnitt (Fig. 29 A) ist durch die Gehirnblase geführt. Diese ist dreieckig, mit der Basis nach außen, der Spitze nach innen; ihre Wände sind meist gleichmäßig entwickelt. Die obere (*Apl*) besteht nämlich aus nur 1 Schicht cubischer Zellen und ist viel dünner als die untere (*Rfm*) mit ihren mehrschichtig angeordneten großen, cylindrischen oder dreieckigen Zellen. In Folge der ungleichmäßigen Entwicklung ihrer Wände bildet die Höhle einen Spalt. Die untere Wand ragt bedeutend nach innen, übt dabei einen Druck auf den unterliegenden Theil der Darmhöhle und bringt diese so im axialen Theile zum Verschluss (Fig. 29 B). Die wichtigen Differenzirungen gehen nun in der oberen Wand vor sich. Man kann nämlich an ihr 2 Theile unterscheiden: der eine ist eine Platte aus 4 Zellen, ist vom anderen, viel kleineren ziemlich scharf abgesetzt, liegt rechts davon und stellt die Anlage der Sinnesblase dar. Da diese Anlage in Form einer Platte auftritt, so will ich sie als Sinnesplatte (Fig. 29 A, *Apl*) bezeichnen. Der andere Theil der oberen Wand der Gehirnblase spielt keine Rolle bei der Ausbildung der Sinnesorgane und verdient desswegen keine besondere Bezeichnung. Die untere Wand der Gehirnblase (*Rfm*), worin die Zellvermehrung sehr früh auftritt und zu enormer Verdickung derselben führt, ist nichts Anderes als die Anlage des Rumpfganglions. Sie besteht theilweise aus cylindrischen, theilweise aus polygonalen Zellen; jene dienen zur Begrenzung der Höhle der Gehirnblase, diese bilden den eigentlich verdickten Theil der unteren Wand.

Durch die eben erörterte Differenzirung der Wand der Gehirnblase sind die Anlagen der wichtigsten Organe des Nervensystems, nämlich des Trichters, der Sinnesblase und des Rumpfganglions gebildet. Was den Trichter betrifft, so muss ich bemerken, dass er nicht etwa nur dem definitiven Trichter entspricht, sondern auch die Elemente enthält, aus welchen das definitive Gehirnganglion entsteht. Desshalb will ich den hier beschriebenen Trichter als primären zum Unterschied von dem späteren definitiven bezeichnen. Das Gehirnganglion, welches bei *Diplosoma* anders entsteht als bei den übrigen Ascidien, z. B. *Distaplia*[1], mag secundäres oder definitives Gehirnganglion genannt werden, indem zu einer gewissen Periode eine ganglionäre Anschwellung auftritt, welche aber transi-

[1] Salensky, Morphologische Studien an Tunicaten 1. Theil. in: Morph. Jahrbuch 20. Bd. 1893 pag. 48 ff.

torisch ist und ihrer Lage nach dem Gehirnganglion von *Distaplia* entspricht. Diese kann man als primäres Gehirnganglion bezeichnen; davon sei später die Rede. Was das Rückenmarksrohr im Schwanze betrifft, so bietet es nichts Hervorragendes dar und verharrt in demselben Zustande, wie wir es im vorhergehenden Stadium angetroffen haben.

Wir müssen endlich noch eines eigenthümlichen und mit der Theilung des Embryos im innigsten Zusammenhang stehenden Gebildes erwähnen, welches jetzt ebenfalls zum Vorschein kommt. Es ist das vom oberen Theile des Rumpfmarkes sich abzweigende hohle Nervenrohr, welches ich in meinem Aufsatze »Über die Entstehung der Metagenesis der Tunicaten« bereits als laterales Nervenrohr bezeichnet habe. Die Anlage dieses Organs, welches die Anlage des Nervensystems des ventralen Individuums darstellt, zeigt Taf. 18 Fig. 30: es erscheint als kurzes, von dem vorderen Abschnitt des Rumpfmarkes entspringendes Rohr (*Lnr*), welches sich rechts wendet und eine kurze Strecke unter dem rechten Seitenschlauch der primären Darmhöhle verläuft. Man kann sich schon an aufgehellten Präparaten von der Existenz des Lumens dieses Rohres überzeugen und seine Communication mit der Höhle des Rumpfmarkes constatiren. Seine Wände bestehen aus einer ziemlich dünnen Epithelschicht. An seiner Ursprungsstelle ist es trichterförmig erweitert, und dies tritt später noch viel deutlicher hervor, indem das Lumen des eigentlichen Rohres sich bedeutend verengt.

Umbildung des Mesoderms. Ich habe oben pag. 408 gezeigt, dass die beiden Mesodermplatten, welche das Mesoderm bilden, bis zum Hinterende des Embryos reichen. Mit der Ausbildung des Schwanzes gehen sie in den Schwanz hinein und liegen als bogige Platten der Chorda an. Es werden dadurch in dem primären Mesoderm 2 Theile gesondert: das Mesoderm im Rumpfe werden wir als somatisches, das im Schwanze als caudales bezeichnen. Beide Theile erleiden später ganz verschiedene Umwandlungen, denn das somatische zerfällt in einzelne Zellen und wird zu Mesenchym, das caudale hingegen dient zur Bildung der Schwanzmuskeln.

Das somatische Mesoderm tritt nun schon ziemlich bald mit dem prägastralen Entoderm in die innigste Beziehung, welche endlich zu ihrer vollständigen Vermischung führt. Um diese Verhältnisse klar zu machen, wollen wir zuerst den Bau des prägastralen Entoderms etwas näher kennen lernen.

Als prägastrales Entoderm bezeichne ich die Masse Ento-

dermzellen, welche nach der Bildung der primären Darmhöhle übrig bleibt (Fig. 26 B, 28, 30 *Pgen*). Es besteht aus großen dotterreichen Zellen; diese bilden zuerst eine ansehnliche compacte Masse, welche den ganzen Innenraum des Embryos erfüllt; später wird ihre Verbindung, wahrscheinlich in Folge einer Art Verflüssigung der sie verbindenden Substanz, lose, und einige Zellen trennen sich von der centralen Masse ab und fallen in die Leibeshöhle hinein. Jetzt hingegen behält das prägastrale Entoderm noch seinen ursprünglichen Charakter bei, obwohl es in den Schnitten manchmal als größere Stücke oder einzelne Zellen auftritt. Letzteres kann vielleicht durch die Sprödigkeit des Dotters in den Zellen erklärt werden.

Die Veränderungen des somatischen Mesoderms sind bei *Diplosoma* sehr ähnlich denen der anderen Ascidien. Sie bestehen nämlich in der Desaggregation und dem Freiwerden der Mesodermzellen, was bereits an den aufgehellten und in toto betrachteten Embryonen sehr deutlich hervortritt. Das Rumpfmesoderm bildet nun keine Platten mehr, sondern 2 längliche Zellhaufen, die an gefärbten Präparaten desswegen scharf hervortreten, weil der Dotter in ihren Zellen bereits zum größten Theil verbraucht ist, und die Zellen bloß aus einem sich stark färbenden Plasma bestehen. In den Schnitten Fig. 29 B und C findet man die Mesodermzellen entweder vereinzelt oder gruppenweise, und sie lassen sich durch ihre runden Kerne ziemlich leicht vom prägastralen Entoderm unterscheiden, dessen Kerne klein und unregelmäßig sind. Ihr Protoplasma enthält sehr wenig Dotter; es kommen auch Zellen vor, wo er vollständig verbraucht erscheint. Diese sehen dann wie Amöben aus und liegen in der Leibeshöhle frei oder heften sich an die dotterreichen Entodermzellen an, ohne aber in den Klumpen des prägastralen Entoderms einzudringen. Ich habe die dotterfreien Mesodermzellen oft an der Peripherie der Zellen des prägastralen Entoderms in einer Lage gesehen, welche mich zu dem Gedanken veranlasste, dass sie sich vom Dotter der erwähnten Entodermzellen ernährten. Bedenkt man dabei, dass später, wenn der Dotter des prägastralen Entoderms in ungeheueren Massen verzehrt wird, die Mesodermzellen im Inneren des letzteren massenhaft auftreten, so hat man ein gewisses Recht dazu, den Mesodermzellen eine vitellophage Thätigkeit zuzuschreiben und sie nach Analogie mit den von mir bei *Distaplia* als Synphagocyten bezeichneten Zellen ebenfalls als Mitfresser zu betrachten.

Die Mesodermplatten zerfallen nicht in ihrer ganzen Länge gleichzeitig, sondern dieser Process fängt hinten an und setzt sich allmählich

nach vorn fort. In den vorderen Schnitten der Serie Fig. 29—29 D sind die Zellen der Platten noch mit einander verbunden, in den hinteren kann dagegen keine Spur der Platten mehr nachgewiesen werden.

Was den caudalen Theil des Mesoderms betrifft, so besteht er aus einer compacten Zellenplatte, die die Anlagen der Muskelplatten darstellt und erst dann zerfällt, wenn der Schwanz während der Metamorphose eingezogen wird. Die Zellen der Schwanzplatten sind viereckig, etwas abgeplattet und haben ein homogenes Protoplasma ohne irgend eine Spur der Differenzirung in Muskelfibrillen.

Aus der eben dargestellten Entwicklungsgeschichte des Mesoderms geht hervor, dass die beiden Theile des definitiven Mesoderms, das somatische Körpermesenchym und die caudalen Muskelplatten, aus einer und derselben Anlage, den Muskelplatten, entstehen. In dieser Beziehung stimmen die Ergebnisse meiner Untersuchungen mit denjenigen anderer Forscher vollständig überein. Davidoff unterscheidet aber außer diesen beiden Theilen noch einen besonderen Theil, welchen er als prägastrales Mesoderm bezeichnet und mit dem somatischen Mesoderm zusammen zur Ausbildung des Körpermesenchyms beitragen lässt. Bei *Distaplia* giebt es nämlich zwei Arten des Mesoderms: ein prägastrales, welches in der epibolischen Region, und ein gastrales, welches in der pseudembolischen Region entsteht. Beide Theile sollen nicht nur durch ihre Lage, sondern auch durch ihre Entstehung von einander verschieden sein. Die Elemente des gastralen entstehen (pag. 599) früh »aus ventralen resp. lateralen Theilstücken von Entodermzellen, welche im Umkreise der Entodermplatte, unter dem Nervenringe liegen und als Mutterzellen oder Gonaden des gastralen Mesoderms bezeichnet werden können. ... Das prägastrale Mesoderm entsteht viel später aus den vor dem Darme liegenden Zellen des prägastralen Entoderms. Letzteres bildet sich nach und nach vollständig in Mesenchymzellen um.... Die beiden Anlagen, das somatische und prägastrale Mesoderm fließen schließlich in ein gemeinsames Gewebe, das Körpermesenchym, zusammen«. Was die weitere Verwandlung dieser beiden Mesodermabschnitte betrifft, so ist aus der von Davidoff angeführten Tabelle ersichtlich, dass aus dem gastralen sowohl das caudale, als auch das somatische Mesoderm entstehen, und dass das prägastrale nur einem Theil des Körpermesenchyms den Ursprung giebt.

Trotz dieser scheinbaren Unterschiede in der Auffassung von Davidoff und meiner Darstellung der Mesodermbildung kann man sie beide sehr leicht in Einklang bringen. Es handelt sich eigentlich nur um den Theil des Mesoderms, welchen Davidoff als prägastrales bezeichnet, und den ich bei *Diplosoma* als einen besonderen Theil nicht aufgefunden habe. Sonst stimmt das gastrale mit meinen Mesodermplatten, welche bei *Diplosoma* den einzigen Repräsentanten dieses Keimblattes darstellen, vollkommen überein. Wir müssen also, um unsere Darstellung der Entwicklung des Mesoderms mit der Davidoff'schen in Einklang zu bringen, den Werth des prägastralen Mesoderms etwas genauer bestimmen.

Davidoff's Darstellung der Entwicklung des Mesoderms bei *Distaplia* steht mit den Ansichten desselben Forschers über die Zusammensetzung des Embryonalleibes aus zwei ganz verschieden entstehenden Theilen, dem epibolischen und dem pseudembolischen, in Zusammenhang. Ich kann bei *Diplosoma* weder die Grundansicht Davidoff's noch seine Consequenzen bestätigen: das ganze Mesoderm entsteht aus einer einzigen Anlage, welche als 2 symmetrische Mesodermplatten auftritt. Beim Wachsthum des Schwanzes wird diese Anlage in 2 Abschnitte, einen somatischen und einen caudalen, gesondert. Jener zerfällt dann in einzelne Zellen, die später theilweise das Mesenchym bilden, theilweise zu den Rumpfmuskeln werden; dieser verwandelt sich gänzlich in die Schwanzmuskeln. Ein besonderes prägastrales Mesoderm habe ich nicht gefunden, obwohl ich gestehen muss, dass im prägastralen Theile in der That Mesenchymzellen auftreten, die aber nicht von einem besonderen Mesodermabschnitt, sondern vom prägastralen Entoderm hergeleitet werden müssen. Die Zellen des letzterwähnten Entodermabschnittes trennen sich von ihm ab, fallen in die Leibeshöhle und wirken bei der Bildung des Mesenchyms mit. Davidoff selbst giebt eine solche Bildung des Mesenchyms an, und ich kann aus seiner Mittheilung keinen Grund ersehen, wesshalb man ein vom prägastralen Entoderm sich unterscheidendes prägastrales Mesoderm anzunehmen habe. Das prägastrale Entoderm ist bei *Distaplia* sowohl wie bei *Diplosoma* eigentlich nichts Anderes, als die Anlage des Mesenchyms resp. des somatischen oder prägastralen Mesoderms, indem es in einzelne Zellen zerfällt, die mit den übrigen Mesenchymzellen sich vereinigen. Ich meine desswegen, prägastrales Entoderm und prägastrales Mesoderm sind Synonyma und können gar nicht von einander getrennt werden. Die dotterreiche Zellenmasse, welche ich nach dem ganz zutreffenden

Vorgang Davidoff's als prägastrales Entoderm bezeichne, ist ihrem Ursprung nach Entoderm, dagegen ihren Umwandlungen nach echtes Mesoderm, indem es zu Mesodermgewebe wird. Man kann es desshalb entweder als Entoderm oder als Mesoderm bezeichnen, je nachdem man seine Entstehung oder seine Umbildung berücksichtigt. Ich nenne es Entoderm, und zwar aus dem Grunde, weil es nach der Bildung der Mesodermplatten mit den Zellen, welche das Darmepithel produciren, ein continuirliches Ganzes darstellt, welches dem Entoderm vollkommen entspricht, und weil es sich erst nach der Bildung der Darmhöhle von diesem Keimblatte trennt. Erst nach dieser Trennung, und nachdem die ganze Masse des Dotters, welche seine Zellen erfüllt, verbraucht ist, verwandelt es sich in Mesenchym, d. h. zerfällt in einzelne Zellen, welche in die Leibeshöhle gerathen und in die verschiedenen frei beweglichen oder fixen Zellenarten übergehen. Wird das prägastrale Entoderm oder Mesoderm von den echten Mesodermgebilden ausgeschlossen, so ist dadurch ein Hindernis für die Annahme der vollständigen Übereinstimmung des Mesoderms von *Diplosoma* und *Distaplia* beseitigt. In beiden Fällen unterscheidet man nur zwei Mesodermtheile, einen somatischen und einen caudalen, die aus einer und derselben Anlage, nämlich den Mesodermplatten, ihren Ursprung nehmen und sich nur durch die weiteren Verwandlungen von einander unterscheiden.

Die Chorda dorsalis bietet einstweilen nur unbedeutende Entwicklungserscheinungen dar. Sie besteht noch aus denselben abgeplatteten oder scheibenförmigen Zellen, die aber durch Theilung an Zahl zugenommen haben, indessen so dotterreich sind wie früher und jede ihren kleinen Kern im Centrum haben.

c. Bildung des Magenschlauches. Entwicklung der dorsalen Peribranchialsäcke. Weitere Entwicklung der Gehirnblase und des lateralen Nervenrohres. Anlage der saugnapfförmigen Organe (Taf. 18 Fig. 31—35).

Bildung des Magenschlauches. Die wichtigsten Vorgänge der durch Fig. 31—35 dargestellten Stadien bestehen in der Entwicklung eines neuen Theiles der primären Darmhöhle, welcher die Anlage der Mägen beider Individuen ist und desswegen als Magenschlauch bezeichnet werden kann. Die Anlage dieses Abschnittes ist eigentlich schon viel früher angedeutet. Wir haben bereits bei der Beschreibung der frühesten Zustände der primären Darmhöhle

(Taf. 18 Fig. 27) hervorgehoben, dass die Seitenschläuche dreieckig sind, und dass die Spitzen der beiden Dreiecke nach vorn, die Basen nach hinten schauen. Etwas später (Fig. 30) erkennt man, dass der basale Theil des rechten Seitenschlauches sich ventral in einen kleinen spitzen Fortsatz auszieht, während der vordere Theil etwas nach vorn auswächst. Dieser basale Fortsatz kann als die Anlage des Magenschlauches betrachtet werden.

Fig. 31 stellt einen Embryo dar, in dem die Entwicklung der beiden Seitenschläuche bedeutend fortgeschritten ist. Der linke Schlauch — in der Abbildung nicht gezeichnet, da er nur von der linken Seite des Embryos sichtbar ist — wächst ventralwärts und verwandelt sich in einen lappigen Blindsack, welcher ungefähr die Länge einer Hälfte des Durchmessers des Embryonalleibes erreicht. Der rechte Seitenschlauch (Fig. 31) wächst zu 2 blinden Säcken, einem vorderen (*Ks*) und einem hinteren (*Mgs*), aus, von denen der erste aus dem vorderen spitzen, der zweite aus dem basalen Theil des dreieckigen Seitenschlauches entsteht. Der vordere ist größer als der hintere, und es ist daher wahrscheinlich, dass er sich früher als dieser bildet. Aus den weiteren Stadien erweist es sich, dass der vordere Seitenschlauch nebst dem axialen Theil der primären Darmhöhle die Anlage der Kiemensäcke beider Individuen ist; desswegen nenne ich ihn Kiemenschlauch (Fig. 31 *Ks*). Aus demselben Grunde kann man den hinteren Schlauch der rechten Seite als Magenschlauch bezeichnen, da er den Mägen beider Individuen den Ursprung giebt. Der linke Seitenschlauch bleibt während der ganzen Entwicklung einfach und verwandelt sich später in die Darmcanäle beider Individuen, möge also Darmschlauch heißen.

Durch das Auftreten des Magenschlauches auf der rechten Seite des Embryos wird die symmetrisch angelegte primäre Darmhöhle gewissermaßen asymmetrisch und bleibt es während der ganzen Entwicklung. Eigentlich ist die Asymmetrie der Organe schon früher, nämlich mit dem Erscheinen des lateralen Nervenrohres eingetreten, welches ebenfalls von der rechten Seite des Rumpfmarkes entspringt. Die rechte Seite des Embryonalleibes erscheint demnach viel reicher als die linke mit Organanlagen versehen.

In den weiteren Stadien wachsen die beiden rechten Seitenschläuche der primären Darmhöhle einander parallel. Ihre Höhlen treten viel schärfer hervor, und die Wände sind dünner geworden. Im Stadium, wo die Saugnapforgane als kleine Ektodermverdickungen auf der oberen Leibeswand auftreten, wachsen die beiden

Schläuche der rechten Seite sowie der Darmschlauch bis ungefähr zu $^4/_5$ des Leibesdurchmessers heran. Bei diesem Wachsthum bleiben jedoch der schon vorhandene vordere und hintere Blindsack der primären Darmhöhle (Fig. 31) bestehen. In Folge dessen muss man das Wachsthum des Kiemen- resp. Magenschlauches als Hervortreibungen der Unterwand des Seitenschlauches und nicht als Verwandlung des ganzen Seitenschlauches in die beiden erwähnten Schläuche betrachten. Da auch im Darmschlauche eine solche vordere Aussackung noch besteht, so bekommt dadurch der mittlere Theil der primären Darmhöhle die Form eines abgerundeten Schlauches, welcher nach vorn in zwei ohrenförmige, blinde, hohle Zipfel ausgezogen ist. Bei *Diplosoma* konnte ich die Bedeutung dieser beiden Zipfel nicht näher bestimmen. Bei *Didemnum* scheinen sie später mit den beiden Peribranchialsäcken in Verbindung zu treten und die ersten Kiemenspalten zu bilden. Was die hinteren Aussackungen betrifft (Fig. 31 und 32 *x*), so wird die der linken Seite resp. des Darmschlauches immer kleiner und schwindet dann vollständig, ohne irgend einem Organe den Ursprung zu geben. Die Aussackung der rechten Seite, welche ihrer Lage nach dem Magenschlauche angehört, verwandelt sich in eigenthümlicher Weise: sie wächst nach hinten aus, krümmt sich dabei bogenförmig und verwandelt sich in ein Rohr, welches auf seiner Spitze eine Öffnung bekommt und damit in die primäre Leibeshöhle mündet (Fig. 32 *x*). Diese offene Verbindung zwischen der Darm- und der Leibeshöhle bleibt noch lange bestehen und ist offenbar eine so eigenthümliche Erscheinung, dass ich in der Entwicklung anderer Tunicaten kein Homologon zu ihr auffinden kann. Ich muss jedoch voraus bemerken, dass dieses Organ in der Entwicklung von *Diplosoma* nur eine provisorische Rolle spielt.

Entwicklung der dorsalen Peribranchialsäcke. In meiner früheren Skizze über die Entwicklung von *Diplosoma*[1] habe ich irrthümlich angegeben, die Peribranchialsäcke entstünden aus dem Kiemensacke, seien demnach entodermalen Ursprungs. Meine fortgesetzten Untersuchungen der jüngeren Stadien, die mir früher nicht vor Augen gekommen waren, haben mich von dem Irrthum dieser Angabe überzeugt. Ich habe nämlich gefunden, dass die Peribranchialsäcke beider Individuen aus dem Ektoderm entstehen, und dass sich 2 Paar Anlagen dieser Organe, das eine für das dorsale, das

[1] Salensky, Über die Entstehung der Metagenesis bei Tunicaten. in: Biol. Centralbl. 13. Bd. 1893 pag. 126 ff.

andere für das ventrale Individuum bilden, welche ich als dorsale und ventrale Peribranchialsäcke bezeichnen will. Beide entstehen nicht gleichzeitig: das dorsale Paar kommt viel früher als das ventrale zum Vorschein. In der jetzigen Periode trifft man nur die dorsalen Bläschen an, und nur von diesen wird hier die Rede sein, die Entwicklung der ventralen hingegen soll später beschrieben werden.

Die Anlage der dorsalen Peribranchialsäcke habe ich zuerst in dem Stadium gefunden, wo auch die Anlagen der saugnapfförmigen Organe auftreten. Eigentlich ist es nicht das Stadium, wo sie sich bilden, denn sie erscheinen bereits ziemlich weit entwickelt. Leider konnte ich die jüngeren Stadien nicht finden; die, welche ich untersucht habe, und zu deren Beschreibung ich nun übergehe, geben aber eine ganz sichere Auskunft über die Entstehung dieser Organe bei *Diplosoma*. Fig. 35 B—D stellt eine Reihe Querschnitte durch den Embryo im Stadium der Fig. 32 dar, und zwar durch die Körperregion, wo die Peribranchialsäcke angelegt sind. Ihre Anlagen habe ich an 4 Folgeschnitten getroffen, von denen nur einer nicht abgebildet ist, weil er dem benachbarten Schnitte (Fig. 35 B) vollkommen gleicht. Im vordersten Schnitte (Fig. 35 B, *Pbrr, Pbrl*) sind die beiden Peribranchialsäcke geschlossene, ovale, zwischen Ektoderm und Entoderm frei liegende Blasen, welche offenbar das blinde Ende der Anlagen dieser Organe darstellen. Dieser Theil der Säcke liegt, wie man aus der Topographie des Querschnittes sich leicht überzeugen kann, in der Höhe der Sinnesblase und ist aus großen cylindrischen Epithelzellen zusammengesetzt. In den beiden folgenden Schnitten (Fig. 35 C und D) sind die hinteren Theile beider Peribranchialsäcke getroffen, die in so fern wichtige Unterschiede von den vorderen zeigen, als dort die beiden erwähnten Organe mit dem Ektoderm innig verbunden sind. In dem vorderen von beiden Schnitten (Fig. 35 C) ist der Peribranchialsack noch ein Oval, im hinteren dreieckig; in beiden ist die Grenze zwischen Ektoderm und Peribranchialsack nicht mehr zu unterscheiden und die Abstammung der Zellen des letzteren vom Ektoderm sehr deutlich aus der Lage der Kerne zu erkennen.

Der Vergleich der eben angeführten Schnitte mit einander lässt die allgemeine Form der Peribranchialsäcke leicht hervortreten. Sie erscheinen als birnförmige Ektodermeinstülpungen, die sich nach hinten verengern und dort noch mit dem Ektoderm in Verbindung stehen, vorn dagegen erweitert sind. Die Einstülpungsöffnung scheint

bereits ziemlich früh geschlossen zu sein, so dass die Höhle derselben nur im vorderen erweiterten Theile der Peribranchialsäcke geblieben ist. Diese Befunde liefern mir den Grund für die Behauptung, dass die Peribranchialsäcke als Ektodermeinstülpungen entstehen, die von vorn nach hinten wachsen und daselbst sich blasenförmig erweitern. In dieser Beziehung bietet die Entwicklung der Säcke bei *Diplosoma* eine vollständige Analogie mit der bei *Didemnum* dar, wo ich die Gelegenheit hatte, die Anlagen dieser Organe viel genauer zu studiren.

Weitere Entwicklung der Gehirnblase und des lateralen Nervenrohres. Die verschiedenen, im vorigen Capitel beschriebenen Theile der Gehirnblase (der primäre Trichter, die Sinnesblase und die ganglióse Anschwellung ihrer Wand) haben jetzt bedeutende Fortschritte gemacht. Zur leichteren Orientirung bei der Beschreibung der Querschnitte, zu welchen ich nun übergehe, habe ich in Fig. 33 einen Embryo abgebildet, bei welchem die topographische Lage aller erwähnten Organe der Gehirnblase übersichtlich ist. Der vordere Theil der Gehirnblase erscheint als langes Rohr, welches die Anlage des primären Trichters (*Tr*) ist. Etwas nach hinten und rechts vom Trichter liegt eine Ausbuchtung der Wand der Gehirnblase, welche als Sinnesblase (*Sb*) zu bezeichnen ist, da sie das Auge und den Otolithen enthält. Sie grenzt hinten an den rohrförmigen Theil des Nervensystems, dessen Abschnitt im Rumpf die Anlage des Rumpfmarkes darstellt; dieses geht dann in das Rückenmark des Schwanzes über.

In den Schnitten erweisen sich alle erwähnten Organe viel complicirter als bei der totalen Betrachtung, indem mehrere von ihnen bereits eine hohe histologische Differenzirung erworben haben. Wir wenden uns zur Betrachtung derselben Schnittserie, welche uns zur Untersuchung der Anlagen der Peribranchialsäcke gedient hat (Fig. 35 bis 35 D). Der vorderste von diesen Schnitten ist durch den Trichter geführt, welcher keine bedeutenden Unterschiede im Vergleich mit dem früher beschriebenen Zustande darbietet. Ich muss nur eine kleine Veränderung in der Gestalt der Zellen dieses Organs notiren, welche etwas kürzer und beinahe cubisch geworden sind. Auf dem 3. Schnitte (Fig. 35 B) ist außer dem Trichter auch die Sinnesblase (*Sb*) durchschnitten. Der Trichter (*Tr*) steht mit der Sinnesblase in keinem Zusammenhange, was doch in dem vorhergehenden Stadium noch der Fall war. Die untere Wand der Sinnesblase ist stark verdickt und besteht aus polygonalen Zellen; diese Verdickung, welche

schon früher ziemlich scharf angedeutet war, stellt nun die Anlage des Ganglions dar, welches bei *Diplosoma* provisorisch auftritt und dem Gehirnganglion der Embryonen von *Distaplia* entspricht; wir werden sie desswegen als provisorisches Gehirnganglion bezeichnen. Die obere Wand der Sinnesblase (Fig. 35 B—D) hat sich bereits in die verschiedenen Theile des Auges differenzirt. Sie besteht aus epithelialen Zellen, die eine ziemlich enge Höhle, die Höhle der Sinnesblase (*Sbh*), begrenzen. Auf der linken Seite der oberen Wand der Sinnesblase ist eine Reihe cubischer Zellen zu erkennen (Fig. 35 B, *Rt*), die Retinazellen; die rechte Seite der oberen Wand wird von viel längeren und dreieckigen Zellen eingenommen. Es sind 3 solche Zellen zu erkennen (Fig. 35 B, *Lz*); sie nehmen die rechte Ecke der Sinnesblase ein und können, nach Analogie ihrer Stellung mit den Zellen von *Distaplia*, welche die Linse ausbilden, als Linsenzellen bezeichnet werden, obwohl ich vorausschicken muss, dass bei *Diplosoma* nur eine von diesen Zellen sich an der Bildung der Linse betheiligt, während die anderen ziemlich indifferent bleiben. Unter den Retina- und Linsenzellen liegt eine Schicht Pigmentzellen, die ich Chorioidea nennen will (*Chf*). Die Selbständigkeit dieser Schicht kann durch das Vorkommen der Zellkerne bewiesen werden, welche an feinen Schnitten ganz deutlich hervortreten, obwohl sie durch die Pigmentkörner vollkommen verhüllt sind. — Das Auge von *Diplosoma* bietet wegen seines kleinen Umfanges kein so günstiges Object für die Untersuchung des feineren Baues dar, wie das von *Distaplia*, und desswegen konnte ich an ihm nicht die Bildung der Chorioidealfalte mit solcher Bestimmtheit wie bei *Distaplia* nachweisen; namentlich ist das innere Blatt dieser Falte auch bei *Distaplia* sehr dünn und tritt bei *Diplosoma* nicht so scharf auf den Querschnitten hervor. Man kann jedoch aus den Querschnitten ersehen, dass auch bei *Diplosoma* höchst wahrscheinlich die Chorioidea in Form einer unter den Linsenzellen sich bildenden Falte der oberen Wand der Sinnesblase entsteht. Auf dem Querschnitte Fig. 35 C sieht man nämlich, dass die Chorioidea bis auf die äußere Oberfläche der Sinnesblase nach außen hervorragt (*Chf*), also auf der Höhe der Linsen- resp. Retinazellen liegt. Daraus kann man schließen, dass die Chorioideazellen aus letzteren Zellen ihren Ursprung nehmen. Auf dem folgenden Schnitte (Fig. 35 D) liegt dieser äußere Rand der Chorioideazellen zwischen den Zellen der oberen Wand der Sinnesblase eingeklemmt. Diese Stelle ist nämlich die, durch welche die Zellen der oberen Wand der Sinnes-

blase nach innen dringen, um sich in die Chorioideazellen umzubilden. Später kann man diese Einstülpungsstelle noch deutlich erkennen (Taf. 19 Fig. 40 A).

Ich habe schon oben bemerkt, dass Trichter und Sinnesblase auf den Querschnitten durch einen kleinen Ausschnitt von einander geschieden sind. In den vorderen Schnitten tritt diese Scheidung schärfer hervor als an den hinteren, doch lassen sich auch an diesen die beiden erwähnten Theile der Gehirnblase von einander unterscheiden. Untersucht man die Schnitte hinter der Gehirnblase, so trifft man die ungetheilte Verdickung des Nervenrohres, welche bis zur Schwanzwurzel verfolgt werden kann und nichts Anderes als das Rumpfmark ist. Es erweist sich, genau wie bei *Distaplia*, als eine Verdickung der Unterwand des Nervenrohres und steht mit dem Trichter, welcher ja nichts Anderes als der vordere Theil des primären Nervenrohres ist, in continuirlichem Zusammenhang.

Ich muss endlich noch kurz der Nervenhöhle gedenken, welche jetzt bedeutend reducirt ist. In der Rumpfregion bleibt sie nur in dem primären Trichter und in dem Theil des Rumpfmarkes erhalten, wo das laterale Nervenrohr entspringt. Sonst ist sie nicht mehr zu erkennen. Ihr Schwund wird offenbar durch die außerordentlich starke Verdickung der Wände des Nervenrohres bedingt, die schließlich zur Verwandlung desselben in einen soliden Strang führt.

Die Entwicklungsvorgänge im lateralen Nervenrohr äußern sich hauptsächlich im Wachsthum desselben. Es wächst dem Magenschlauche parallel und erreicht nun ungefähr $^3/_4$ von dessen Länge. An den Querschnitten tritt das Lumen dieses Organs, sowie seine Verbindung mit der Nervenhöhle sehr deutlich hervor (Fig. 35 E, *Lnr*). Das Nervenrohr ist — wie aus Fig. 35 E ersichtlich wird — nur in seinem hinteren Theil ein hohles Rohr, während sein vorderer Theil in Form eines soliden Stranges auftritt. Dieser ist viel dünner als jenes und lässt 2 epithelartige Schichten erkennen, welche seine Wände ausmachen. Die Abwesenheit der Höhle kann hier nicht durch Anfüllung mit Zellen erklärt werden, sondern nur dadurch, dass hier die Wände des Nervenrohres sich dicht an einander schließen; sie können aber aus einander weichen, wenn sich zwischen ihnen Flüssigkeit ansammelt, und wir treffen in der That später auch im vorderen Theile des Nervenrohres eine deutliche Höhle, die offenbar durch Ansammlung von Flüssigkeit bedingt ist.

Die saugnapfförmigen Organe. Bei der Larve von *Diplosoma* kommen zweierlei Anhänge vor, die den Fixationsapparat aus-

machen. Die einen nennt Gegenbaur saugnapfförmige, die anderen pelottenförmige Organe. Sie treten nicht gleichzeitig auf. Die ersteren zeigen sich ziemlich früh und sind in Form von 3 Ektodermverdickungen angelegt, die sich bald darauf einstülpen (Fig. 32 *Sn*). Über den Bau dieser Anlage ist nicht viel zu sagen. Sie bestehen aus cylindrischen Zellen, die im Centrum der Verdickung viel höher als an der Peripherie sind und sich sonst durch nichts von den übrigen Ektodermzellen unterscheiden.

d. Einschnürung des Kiemen- und Darmschlauches. Bildung der ventralen Peribranchialsäcke. Weitere Ausbildung des Nervensystems (Taf. 18 u. 19 Fig. 36—42).

In den bis jetzt beschriebenen Stadien zeigt der Embryo noch keine Spur von seiner später hervortretenden Doppelnatur. Obwohl er in einigen Beziehungen, z. B. in der Entwicklung des Darmcanals, von dem allgemeinen Typus der Ascidien abweicht, so hat er doch alle Organe in Einzahl und nicht doppelt und ähnelt dem Embryo einiger verwandten Synascidien, z. B. der Didemniden, bedeutend. Mit der Bildung der dorsalen Peribranchialsäcke aber fängt eine Reihe interessanter Vorgänge an, welche zur Ausbildung eines Zwillingsembryos führen. Die ersten Zeichen derselben äußern sich in der Theilung der Seitenschläuche der primären Darmhöhle; dann folgt die Bildung der Peribranchialsäcke, und der ganze Process schließt mit der Ausbildung der zweifachen Pericardien, mit der Ergänzung des Nervensystems und mit sehr complicirten Vorgängen in den ventralen Hälften aller 3 Schläuche des Kiemendarmapparates. Fangen wir mit der Beschreibung der frühesten Vorgänge an, welche sich in den Seitenschläuchen der primären Darmhöhle abspielen.

Einschnürung des Kiemen- und Darmschlauches. Dieser für die weitere Entwicklung sehr wichtige Vorgang beginnt, wenn die saugnapfförmigen Organe als kleine warzenförmige, in der Mitte etwas verdickte Ektodermausstülpungen auftreten. Dieses Stadium ist im Vergleich zu dem von Fig. 32 nicht weit vorgeschritten. Der Kiemenschlauch (Taf. 19 Fig. 38 *Ks*), welcher bisher ein cylindrisches blindes Rohr war, erscheint nun ungefähr in der Mitte seiner Länge eingeschnürt und wird dadurch hantelförmig. Die Einschnürung darf man wahrscheinlich durch das ungleichmäßige Wachsthum der Theile des Kiemenschlauches erklären: in Folge des stärkeren Wachsthums

des blinden ventralen Endes ist er ventralwärts wie ein Sack aufgetrieben, und dadurch erscheint sein mittlerer Theil verhältnismäßig dünner und stellt die Einschnürung dar, welche ungefähr der medianen Frontalebene des Embryos entspricht. Der erweiterte ventrale Theil des Kiemenschlauches ist die Anlage des Kiemensackes des ventralen Individuums; der dorsale Theil ist mit dem mittleren Abschnitt der primären Darmhöhle verbunden und geht in diesen unmittelbar über. Dieser Theil des Kiemenschlauches spielt eigentlich keine besondere Rolle bei der weiteren Entwicklung, indem der Kiemenapparat des dorsalen Individuums nicht aus ihm, sondern aus dem mittleren Theile der primären Darmhöhle entsteht. Ich will desswegen jetzt meine frühere[1] Behauptung, dass die beiden Kiemenschläuche aus den beiden durch die mittlere Einschnürung getrennten Theilen des Kiemenschlauches entständen, hier corrigiren. Der mittlere Theil der primären Darmhöhle ist — wie aus der Beschreibung der vorhergehenden Stadien folgt — von beiden Seiten durch die Peribranchialsäcke begrenzt; demnach ist der Kiemenapparat des dorsalen Individuums schon jetzt viel weiter entwickelt als der des ventralen, welcher nur als Blindsack auftritt. Der eingeschnürte mittlere Theil des Kiemenschlauches ist die Anlage des Verbindungsrohres zwischen den Kiemensäcken beider Individuen.

Gleichzeitig mit der Ausbildung der eben beschriebenen Einschnürung des Kiemenschlauches tritt eine solche auch im Darmschlauche auf. Über die Form der beiden Schläuche und die Lage ihrer Einschnürungen orientirt man sich am besten durch optische Querschnitte, die man durch Umrollung des Embryos zwischen Objectträger und Deckglas sehr leicht bekommt. Ein solcher optischer Querschnitt ist in Fig. 37 dargestellt. Im axialen Theile des Embryos erkennt man den mittleren Abschnitt der primären Darmhöhle, welcher genau unter der Gehirnblase liegt. Er bildet nun eine ziemlich abgeflachte Höhle, die sich nach rechts und links in die beiden Seitenschläuche resp. in den Kiemen- und Darmschlauch fortsetzt. Jeder von diesen ist eingeschnürt, aber die ventrale Abtheilung beider Schläuche ist größer als die dorsale, und dies rührt daher, dass beide Schläuche nicht genau in ihrer Mitte eingeschnürt sind. Diese Größenunterschiede der 4 Säcke, wie ich die Abtheilungen der beiden Schläuche nennen will, haben ihren Zweck darin, dass später, wenn sie zur Ausbildung des Darmcanals jedes Individuums zusammen-

[1] Metagenesis etc. (s. oben pag. 419 Anm. 1) pag. 139.

fließen, die ventralen viel complicirter umgewandelt werden als die dorsalen und desshalb auch einer bedeutenderen Länge bedürfen. Bei der weiteren Beschreibung werde ich die beiden Abtheilungen des Kiemenschlauches als dorsalen und ventralen Kiemensack, die beiden Abtheilungen des Darmschlauches als dorsalen und ventralen Darmsack bezeichnen. Hierbei rechne ich den mittleren Abschnitt der primären Darmhöhle, welcher nach der Bildung der Peribranchialsäcke zur Anlage des Kiemensackes des dorsalen Individuums wird, zum dorsalen Kiemensack.

Von allen Theilen der primären Darmhöhle nimmt der Magenschlauch an der eben hervorgehobenen Umwandlung keinen Antheil; er bleibt ungetheilt, macht aber doch einige Veränderungen durch, die einer Erwähnung verdienen. Erstens muss man eine Verengerung des Verbindungstheiles des Kiemen- und Magenschlauches notiren, welcher so zu einem Rohr wird. Zweitens sei auch der Gestaltveränderung des hinteren röhrenförmigen Fortsatzes des Magenschlauches gedacht, in Folge deren er nicht mehr nach unten gekrümmt, sondern nach hinten etwas ausgezogen erscheint. Einstweilen bleibt er ziemlich kurz, wächst aber im nächsten Stadium bedeutend aus (Fig. 39 *x*).

Die Veränderungen der 3 Schläuche der primären Darmhöhle bestehen Anfangs (Fig. 39) hauptsächlich im Wachsthum. Es treten aber auch nicht unwichtige Formänderungen auf. In dieser Beziehung muss ich vorerst das bedeutende Wachsthum der blinden Enden des Kiemen- und des Magenschlauches erwähnen, welche sich beide nach unten umbiegen und sich dabei verlängern und zuspitzen.

Viel wichtigere Vorgänge spielen sich in den Stadien der Fig. 41 und 42 ab. Die abgebildeten Embryonen sind stark fortgeschritten (vgl. Fig. 39), was schon aus den bedeutend ausgebildeten saugnapfförmigen Organen und aus dem Auftreten der anderen Fortsätze zu erkennen ist, welche den pelottenförmigen Fortsätzen Gegenbaur's entsprechen (Fig. 41 *Plt*) und nichts Anderes sind als die Ektodermeinstülpungen, welche neben den saugnapfförmigen Organen entstehen.

Die beiden Kiemensäcke, der ventrale und der dorsale, sind nicht gleichmäßig entwickelt. Der ventrale ist nur eine einfache Ausbuchtung des Kiemenschlauches, worin noch keine Organe des Kiemenapparates zu erkennen sind, während im dorsalen schon eine Verdickung der oberen Wand vorhanden ist, die Anlage des Endostyls (Fig. 41). Diese ist durch 2 parallele, seichte, falten-

förmige Vertiefungen begrenzt (Fig. 42). Der ventrale Kiemensack (*Ksv*) ist mit dem dorsalen durch ein kurzes Rohr verbunden, setzt sich dagegen ventralwärts in ein langes Rohr fort, welches sich nach links biegt und mit seinem zugespitzten Ende dem Darmsacke anschließt. An seiner linken Wand bemerkt man schon jetzt eine kleine Auftreibung, welche die erste Anlage des später bedeutend heranwachsenden Fortsatzes darstellt, der sich noch später zum linken Epicardialrohr umbildet. Davon wird im folgenden Capitel die Rede sein.

Die optischen Querschnitte, wie der in Fig. 42, bieten die lehrreichsten Bilder von der Form und Anordnung der Theile des Kiemendarmapparates dar. Das meiste Interesse knüpft sich an die dorsalen Kiemen- und Darmsäcke, während die entsprechenden ventralen Organe noch zu wenig ausgebildet sind und von ihrem ursprünglichen Verhalten sehr wenig abweichen. Desswegen werden wir uns hauptsächlich an die Beschreibung des dorsalen Kiemensackes halten. Dieser ist aus dem mittleren Theile der primären Darmhöhle entstanden und zeigt außer der eben erwähnten Anlage des Endostyls auch eine andere wichtige Umänderung, die sich auf seine Lage und sein Verhältnis zum dorsalen Darmsacke bezieht. Wir haben den mittleren Theil der primären Darmhöhle als einen axialen Sack kennen gelernt, von dem die beiden Seitenschläuche (Kiemen- und Darmschlauch) abgingen. Jetzt (Fig. 42) ist er aber nicht mehr axial, sondern nach rechts abgelenkt. Die Ursache dieser Änderung ist leicht aus der Figur zu verstehen. Sie liegt 1) in der Ausbuchtung der dorsalen Wand dieser Abtheilung der primären Darmhöhle und 2) in der Einstülpung ihrer ventralen Wand. In Folge der Ausbuchtung der dorsalen Wand nach der rechten Seite des Embryos hin ist der Kiemensack nach rechts abgelenkt, so dass Sinnesblase und Trichter nicht mehr in die Mitte des Kiemensackes, sondern links zu liegen kommen. In Folge der Einstülpung der ventralen Wand des Kiemensackes wird dessen Verbindung mit dem dorsalen Darmsacke enger, und diese Verengerung muss als der erste Schritt zur späteren Abtrennung dieser beiden Theile betrachtet werden.

Die beiden Kiemensäcke hängen durch ein Verbindungsrohr zusammen; dies liegt in Folge der Ausbuchtung des dorsalen Kiemensackes nun viel tiefer, als früher.

Die Untersuchung desselben Embryos von unten (Fig. 42 A) giebt gute Auskunft über die Form und Vertheilung der freien Enden aller 3 primären Schläuche, die alle nach der Bauchseite

wachsen und dort ziemlich complicirt werden. Die freien Enden aller 3 Schläuche biegen sich um und spitzen sich mehr oder minder zu. Der längste von allen ist der Magenschlauch (*Mgs*), welcher von der rechten Seite des Embryos zur linken übergeht; sein Lumen wird immer enger, bis er sich zu einem fadenförmigen Fortsatz auszieht, welcher links unter dem Darmschlauche ziemlich weit verläuft. Der kürzeste von den Schläuchen ist der Darmschlauch, welcher sich mit seinem ziemlich stumpfen Ende dem Kiemensacke im axialen Theile der Ventralseite des Embryos anschließt. Magenschlauch und Darmschlauch, die sich später verbinden, liegen noch ziemlich weit von einander entfernt, und es kann selbst von der Berührung beider Schläuche noch keine Rede sein. Das freie Ende des Kiemenschlauches (*Ks*) ist auch ziemlich stark ausgezogen, biegt sich ein wenig nach links, wird aber nicht so lang wie der Magenschlauch und zieht sich auch nicht in einen fadenförmigen Fortsatz aus.

Anlage der ventralen Peribranchialsäcke. Diese, welche als Anlagen der beiden Peribranchialhöhlen und der Cloacalhöhle des ventralen Individuums dienen, entstehen in derselben Weise wie die dorsalen, nur etwas später. Sie treten nämlich in dem Stadium auf, wo Kiemen- und Darmschlauch bereits eingeschnürt sind, und zwar ebenfalls symmetrisch zu beiden Seiten der Achse, entsprechen ihrer Lage nach vollkommen den dorsalen Peribranchialsäcken, liegen aber in der Nähe der Ventralseite des Embryos. Die 4 Querschnitte durch die rechte Seite des Embryos (Taf. 18 Fig. 36—36 C) zeigen sie eben angelegt. Der Schnitt Fig. 36 ist der hinterste von der Serie und geht durch das hintere, blinde Ende der Ektodermeinstülpung, welche die Anlage des rechten Peribranchialsackes ist. Desswegen erscheint dieser als eine ovale, dickwandige Blase zwischen Ektoderm und Entoderm und von jenem vollkommen getrennt. In dem folgenden Schnitte Fig. 36 A trifft man an Stelle des freiliegenden Sackes eine Ektodermverdickung an (*Pbrv*), welche in die primäre Leibeshöhle hineinragt. In Fig. 36 B ist diese Verdickung kleiner; sie bildet den Boden einer seichten Grube, welche ebenfalls in dem darauf folgenden Schnitte (Fig. 36 C) noch wahrzunehmen ist. Hieraus geht hervor, dass die Anlage des ventralen Peribranchialsackes eine Ektodermeinstülpung ist, welche der des dorsalen Sackes sehr ähnelt und durch eine sehr wenig entwickelte Höhle und starke Wandungen charakterisirt werden kann.

Das folgende Stadium ist in Taf. 19 Fig. 42 abgebildet. Die

beiden Säcke sind nun vollkommen vom Ektoderm abgetrennt und liegen den Seitenläufen des Kiemendarmapparates an. Der rechte liegt dem ventralen Kiemensack dicht an, der linke, welcher später auf die linke Seite des Kiemensackes zu liegen kommt, steht noch in keiner Beziehung dazu, sondern ist dicht neben den ventralen Darmsack gelagert (Fig. 42 *Pbrvr*, *Pbrvl*). In dieser Lage verweilen sie beide, bis der linke mit dem ihm anliegenden Darme nach der rechten Seite zum ventralen Kiemensack wandert.

Vergleichen wir die ventralen Peribranchialsäcke mit den dorsalen, so finden wir, dass sie trotz gleicher Entwicklung und gleicher Stellung zur Medianebene des Embryos doch in ihren Beziehungen zu den übrigen Organanlagen sich bedeutend von einander unterscheiden. Die dorsalen befinden sich zu beiden Seiten des Nervensystems und liegen dem mittleren Abschnitt der primären Darmhöhle, welcher sich später in den dorsalen Kiemensack verwandelt, dicht an. Sie behalten also von Anfang an ihre definitive Stellung zum Kiemensack bei, und desswegen ist ihre weitere Entwicklung ziemlich einfach. Von den ventralen bewahrt nur der rechte seine Lage zum ventralen Kiemensack, wie es die dorsalen zum dorsalen thun; der linke hingegen wird sehr weit von seiner definitiven Lage, also vom ventralen Kiemensacke, angelegt und muss daher, um mit diesem in Berührung zu treten, bedeutende Wanderungen unternehmen. Seine Entwicklung wird desswegen viel complicirter als die des rechten und der dorsalen Säcke. Diese Wanderungen, welche an das Wachsthum und die Krümmungen des ventralen Darmsackes gebunden sind, sollen im folgenden Capitel näher betrachtet werden.

Weitere Ausbildung des Nervensystems. Die Entwicklung des Nervensystems besteht jetzt in der Ausbildung der schon früher angedeuteten Organe; von neuen Organen habe ich nur einen kleinen Nerv zu notiren, welcher aus dem Gehirnganglion kommt und sich nach links richtet. Wir haben schon gesehen, dass das Nervensystem besteht aus: 1) dem primären Trichter, 2) der Sinnesblase, 3) dem primären Gehirnganglion, 4) dem Rumpfmark, 5) dem Rückenmark und 6) dem lateralen Nervenrohr. Der erste dieser Theile, der primäre Trichter, welcher früher mit der Sinnesblase am innigsten verbunden war, trennt sich davon beinahe in seiner ganzen Länge ab. Da die Sinnesblase stark nach rechts auswächst, so nimmt der Trichter eine fast axiale Lage an. Nach hinten zu sind diese beiden Theile einander genähert, bis sie auf den hintersten Schnitten vollkommen zusammengewachsen erscheinen, so dass

die Grenze zwischen den beiden äußerlich nicht mehr zu unterscheiden ist. Ihre Höhlen aber bleiben überall von einander getrennt.

Die Sinnesblase (Fig. 40 A, *Sb*) ist stark gewachsen und ragt schon äußerlich bedeutend hervor, indem sie die Rückenwand des Leibes wie einen Hügel nach außen hervorstülpt. Das Ektoderm über ihm besteht aus großen, nach außen hervorspringenden Zellen (Fig. 40 A), welche eine Art Cornea bilden. Im vorderen Theile der Sinnesblase erkennt man die schon oben beschriebenen 3 Linsenzellen, die sich vor den anderen durch ihre bedeutende Länge und ihr glashelles Plasma auszeichnen. Sie liegen in der oberen Wand der Sinnesblase und haben ihre Kerne im inneren Ende. Neben den Linsenzellen sieht man auf demselben Schnitte die vordersten Retinazellen, welche mit jenen zusammen die obere Wand der Sinnesblase ausmachen. Aus der unteren Wand ragt in die Höhle derselben eine Zelle hervor, welche pigmentirt ist und die bekannte, bei allen Ascidienlarven vorkommende sogenannte Otolithenzelle darstellt. Einige Schnitte weiter nach hinten trifft man die Stelle an, wo die Chorioideazellen nach innen eingestülpt sind (Fig. 40 A, *Chf*). Die Einstülpung liegt auf der rechten Seite der Sinnesblase, an der Grenze der Retina, welche auf diesem Schnitte die ganze obere Wand der Sinnesblase einnimmt und aus großen cylindrischen Zellen besteht. Die untere Wand der Sinnesblase bildet nur eine Schicht kleiner quadratischer Zellen. Zwei Schnitte weiter nach hinten (Fig. 40 B) ist das Bild stark verändert. Der primäre Trichter ist mit der Sinnesblase zusammengeflossen. Die Höhle der letzteren ist zu einer Spalte verengt; in der oberen Wand erkennt man die hintersten Retinazellen, die untere ist stark verdickt und stellt den vorderen Theil der Anlage des primären Gehirnganglions dar. Von dieser entspringt ein kleiner Nerv (*Nl*), welcher eine kurze Strecke nach links verläuft und ein solides aus 2 oder 3 Zellen bestehendes Ästchen des Gehirnganglions repräsentirt. Er entspringt an der hinteren Grenze des Trichters und liegt gegenüber der Ursprungsstelle des lateralen Nervenrohres, wie aus Fig. 40 C ersichtlich ist. Hier ist die Übergangsstelle des Trichters in das Rumpfmark und der vordere Theil der Wurzel des lateralen Nervenrohres getroffen. Das primäre Gehirnganglion ist von dem Rumpfmarke durch einen tiefen Einschnitt getrennt. Dieselben Verhältnisse trifft man auch auf dem folgenden Schnitte (Fig. 40 D), welcher darin sehr lehrreich ist, dass er genau durch die Wurzel des lateralen Nervenrohres gegangen ist

und dessen Verhalten zum Rumpfmark am besten erkennen lässt. Die Untersuchung dieses Schnittes und der Vergleich mit den folgenden Schnitten zeigt, dass das Rumpfmark sein Lumen nur im oberen Theile noch erhalten hat, sonst aber vollkommen solid ist, und dass selbst das Epithel des ursprünglichen Nervenrohres in ihm vollkommen verschwunden ist. Das primäre Gehirnganglion kann noch in einigen weiteren Schnitten gefunden werden (Fig. 40 E, *Gg*) und ist in seiner ganzen Länge vom Rumpfmarke durch einen tiefen Einschnitt getrennt. Auf den hintersten Schnitten sieht man endlich nur den Querschnitt des Rumpfmarkes, welcher aus einer Schicht peripherischer Nervenzellen und einer centralen Nervenfasermasse besteht.

Das laterale Nervenrohr zeigt jetzt interessante und für das Verständnis seines weiteren Verhaltens wichtige Dinge. Da es zwischen dem Kiemen- und dem Magenschlauch verläuft, so lässt es sich an den aufgehellten Präparaten nicht in seiner ganzen Länge verfolgen; die beste Auskunft über seinen Bau und Verlauf gewinnt man aus der Reconstruction von Querschnitten. An dem vordersten Schnitte, wo es zuerst sichtbar wird, ist es 2mal durchschnitten (Fig. 40 D, *Lnr*): einmal an seiner Wurzel, das andere Mal da, wo es sich ventral umbiegt. In jenem Stücke ist es hohl, in diesem solid. In den meisten folgenden Schnitten bildet es einen soliden Strang; nur in den hintersten (Fig. 40 F, G), welche durch das freie Bauchende des Nervenrohres gegangen sind, wird es wieder hohl (*Lnr*). Sein vorderes und ventrales Ende liegt dem mittleren Theil des ventralen Kiemensackes an und stellt eine Erweiterung wie eine Stecknadel dar. Dieser Theil ist der wichtigste von allen, da er die Anlage des Trichters und des Gehirnganglions des ventralen Individuums ist; seine Umwandlung in diese Organe tritt aber erst am Ende der Embryonalentwicklung ein.

e. Umwandlungen des Kiemen- und Darmschlauches. Krümmung des ventralen Darmschlauches und ihre Folgen für die Peribranchialsäcke und den Kiemensack des ventralen Individuums. Bildung der Epicardialhöhlen. Entwicklung des Magenschlauches. Anlage des Pericardiums.

Die eigenthümlichen Vorgänge, zu denen wir uns nun wenden, haben den Zweck, den Darmcanal und die Kiemensäcke beider Individuen auszubilden.

Wir haben gesehen, dass der Darmschlauch zuletzt durch eine mittlere Einschnürung in ein dorsales und ein ventrales Stück zerfällt, welche durch den mittleren Theil mit einander verbunden sind und den beiden Portionen des Kiemenschlauches ihrer Lage nach vollkommen entsprechen. Der Kiemendarmapparat jedes von den beiden Individuen wird aus einem Theil des Kiemenschlauches und Magenschlauches und einem Theil des Darmschlauches gebildet, also der des dorsalen Individuums aus dem dorsalen Kiemen-, Magen- und Darmsack, der des ventralen aus den 3 ventralen Abschnitten. Damit aber diese Bildung zu Stande komme, müssen alle genannten Theile sich vereinigen und mit einander verwachsen. Der Kiemensack verbindet sich mit dem Magensacke, wie wir oben gesehen haben, durch die Bildung eines blinden Fortsatzes, den wir Ösophagealfortsatz genannt haben. Die Verbindung des Magenschlauches resp. Magensackes mit dem entsprechenden Stücke des Darmschlauches, welche beide von einander ziemlich entfernt liegen, erfordert in den beiden Theilen einige viel complicirtere Umänderungen, und diese gehen eben jetzt vor sich. Der dorsale Kiemensack resp. der mittlere Theil der primären Darmhöhle ist von Anfang an mit dem hinteren Theile des dorsalen Darmsackes verbunden. Diese Verbindung muss aber schon von vorn herein als provisorisch betrachtet werden, da im ausgebildeten Zustande keine solche mehr zwischen dem Kiemensacke und dem Darme besteht. In der That haben wir schon bei der Betrachtung der Fig. 42 bemerkt, dass an der Grenze zwischen dem dorsalen Kiemensacke und dem dorsalen Darmsacke sich eine tiefe Einschnürung bildet, welche bei ihrer weiteren Entwicklung diese beiden Theile von einander trennt. Ist dies aber geschehen, so muss der Darmsack, um sich in den Darm des dorsalen Individuums zu verwandeln, sich mit dem entsprechenden Stück des Magenschlauches resp. des dorsalen Magensackes verbinden. Dies geschieht nach der entsprechenden starken Krümmung des Darmsackes. Noch bedeutendere Umwandlungen sind in den Anlagen des Kiemendarmapparates und in dem Peribranchialapparate des ventralen Individuums zu erwarten, indem die Theile dieser Organe bedeutend weiter von ihrer definitiven Stelle entfernt sind, als es im dorsalen Individuum der Fall ist. Wir haben oben bemerkt, dass der linke Peribranchialsack bei seinem Auftreten nicht neben dem Kiemensacke, wo er sonst sein sollte, sondern neben dem Darmsacke liegt. Er muss also, um seine definitive Stellung anzunehmen, von links nach rechts wandern, um in die Nachbarschaft

des Kiemensackes zu gelangen. Diese Wanderung ist mit ziemlich complicirten Vorgängen im Kiemensacke und Darmsacke verbunden, und im Vordergrunde stehen hierbei die Bildung eines Fortsatzes (Epicardialfortsatzes) des Kiemensackes und die Krümmung des Darmsackes.

Wenn wir endlich die bisherige Lage der Kiemensäcke mit der definitiven vergleichen, so finden wir ebenfalls, dass sie ihre Stellung gegen die Embryonalachse und gegen einander bedeutend ändern müssen. Jetzt liegen sie noch der Medianebene des Embryos parallel; im definitiven Zustande hingegen stehen sie senkrecht darauf. Um diese Änderung zu erklären, muss man eine Umdrehung eines der beiden Kiemensäcke, nämlich des ventralen, und der mit ihm verbundenen Organe annehmen (Fig. 41, 43—47 und 51).

Bevor wir zur Beschreibung dieser complicirten Vorgänge übergehen, muss ich bemerken, dass sich die beiden Kiemensäcke nicht gleichzeitig ausbilden. Der dorsale ist in seiner Entwicklung überhaupt viel weiter vorgeschritten als der ventrale. Während jener im Anfang dieser Periode bereits den Endostyl besitzt, ist im ventralen noch keine Spur dieses Organs wahrzunehmen. Diese Unterschiede in der Ausbildung beider Kiemensäcke haben aber nur eine zeitweilige Bedeutung und dauern nur während der ersten Stadien der Ausbildung des ventralen Kiemendarmapparates. Am Ende der gegenwärtigen Periode gleicht sich die Ausbildung beider Kiemensäcke wieder aus, und wir treffen schließlich in der zum Ausschlüpfen fertigen Larve 2 vollkommen gleiche Individuen an. Ich kann demnach die Behauptung von Gegenbaur[1], dass der zweite [unser ventraler] Athemsack »wie er später entstand, auch in seiner Weiterentwicklung stets hinter dem anderen [unserem dorsalen] zurückbleibt«, nur theilweise bestätigen. Gehen wir nun zur Beschreibung der eben angedeuteten Vorgänge über.

Fig. 43 stellt einen Embryo aus dem Stadium dar, welches nicht viel von dem in Fig. 42 abgebildeten entfernt ist. Die Lage des Embryos ist dieselbe wie in Fig. 42; er ist von oben im optischen Querschnitte abgebildet. Die wichtigste Veränderung, welche bei ihm hervortritt, bezieht sich auf den dorsalen Kiemensack, wo man schon auf den ersten Blick den ziemlich weit ausgebildeten Endostyl bemerkt. Dieser ist durch 2 der Medianebene parallel verlaufende Falten begrenzt, so dass der dorsale Kiemensack im

[1] *Didemnum* etc. (s. oben pag. 370 Anm. 2) pag. 160.

optischen Querschnitte eine dreilappige Gestalt erhält: die mittlere Abtheilung stellt den Endostyl dar, die beiden seitlichen die Kiemenabtheilungen. Der Endostyl bildet sich auch bei den Didemniden aus der oberen Wand des Kiemensackes, wie es bei einigen anderen Ascidien der Fall ist. Die beiden Abtheilungen des Kiemensackes liegen den Peribranchialsäcken dicht an. Unten setzt sich der Kiemensack in ein Rohr fort, welches nichts Anderes, als das früher erwähnte und aus der mittleren Einschnürung des Kiemenschlauches entstandene Verbindungsrohr ist (Fig. 43 *Vb*). Zur Ergänzung der Beschreibung des dorsalen Kiemensackes möge noch die früher erwähnte Ösophagealausstülpung hervorgehoben werden, welche tiefer als das Verbindungsrohr aus demselben entspringt.

Während der dorsale Kiemensack eine so hohe Entwicklung zeigt, ist der ventrale ein einfacher Sack (Fig. 43 *Ksv*), der sich ventral verengt und in ein Rohr fortsetzt, das sich krümmt und zugespitzt endet. Ihm gegenüber, auf der linken Seite des Embryos, liegt der linke Darmsack, welcher in so fern weiter entwickelt ist, als seine Krümmung im Vergleich mit der des vorhergehenden Stadiums bedeutend mehr ausgesprochen ist. Die beiden Kiemensäcke stellen nun eine Figur dar, welche am besten mit der Ziffer 3 zu vergleichen ist. Der dorsale Darmsack ist bedeutend enger als der ventrale, welcher besonders in der Mitte stark ausgebuchtet ist und sich ventral in ein zugespitztes, dem ventralen Kiemensack anliegendes Rohr auszieht.

Bei der genauen Betrachtung des ventralen Kiemensackes bemerkt man an seiner linken Wand einen deutlichen Vorsprung (Fig. 43 *Epcr*), welchen wir schon bei der Beschreibung des vorhergehenden Stadiums (Fig. 42) erwähnt und als linken Epicardialfortsatz bezeichnet haben. Damals war er aber so klein, dass man ihn als besonderen Theil des Kiemensackes nur durch Vergleich mit dem jetzigen Stadium auffassen konnte. Er ist nun hügelförmig geworden und links zum Darmsack hin gerichtet. Später spielt er keine unbedeutende Rolle, sondern wird zur Anlage des linken Epicardialrohres. Da auf der rechten Seite des Kiemensackes die Anlage des rechten Epicardialrohres noch fehlt, so ist es verständlich, dass der ventrale Kiemensack einstweilen asymmetrisch ist.

In dem nächsten Stadium (Fig. 44) wächst der linke Epicardialfortsatz bedeutend und hebt sich, da seine obere Wand sich etwas ausbuchtet, vom Kiemensack durch eine seichte Furche ab. Sein nach dem Darmsack gerichtetes freies Ende ist zugespitzt und liegt

davon noch ziemlich weit entfernt. Der Darmsack selbst ist in seiner Entwicklung nicht viel fortgeschritten; ich kann an ihm nur die stärkere Krümmung notiren.

Fig. 45 zeigt einen Embryo, wo das Wachsthum des Epicardialfortsatzes bedeutende Fortschritte gemacht hat. Der Bau dieses Embryos ist für das Verständnis der Bildung des Kiemendarmapparates des ventralen Individuums sehr wichtig. Zunächst muss ich das bedeutende Wachsthum und die starke Krümmung des Darmsackes hervorheben. Er erreicht mit seinem dorsalen Ende beinahe den ventralen Kiemensack, so dass zwischen seiner Spitze und dem Verbindungsrohr beider Kiemensäcke nur ein kleiner Raum bleibt (Fig. 45 *Dsv*, *Epcrv*). Dabei ist auch der Epicardialfortsatz bedeutend gewachsen, birnförmig geworden und hat sich links in einen langen spitzen Fortsatz ausgezogen, welcher jetzt nicht nur den Darmsack erreicht, sondern daran eine ziemlich große Strecke verläuft. Er bildet so eine Unterlage, worauf der Darmsack bei seinem Wachsthum und seiner Krümmung gleitet, bis er den Kiemensack erreicht. Es sei dabei bemerkt, dass der ganze Kiemendarmapparat des ventralen Individuums immer stärker nach außen hervortritt, so dass er das Ektoderm wie einen Hügel erhebt und so von den entsprechenden Theilen des dorsalen Individuums durch eine frontale Rinne trennt. Man kann von jetzt ab die beiden Individuen der Zwillingslarve schon von außen von einander unterscheiden.

Den eben hervorgehobenen Vorgängen am ventralen Kiemendarmapparat gehen parallel auch die wichtigen Veränderungen in der Lage des linken Peribranchialsackes. Wir haben schon früher bemerkt, dass dieser dem Darmsacke sehr dicht anliegt; desswegen können die Umwandlungen des Darmsackes sich nicht abspielen, ohne die Lage des mit ihm verbundenen Peribranchialsackes zu beeinflussen. Dieser folgt also dem Wachsthum des Darmsackes, schiebt sich ebenfalls von links nach rechts und tritt, indem der Darmsack sich dabei dem ventralen Kiemensacke nähert, letzterem immer näher. Einstweilen liegt er freilich noch ziemlich weit entfernt davon, ist aber jedenfalls eine Strecke weit von seiner Ursprungsstelle nach rechts geschoben: er liegt nun eben der freien Spitze des Epicardialfortsatzes gegenüber, so dass der Darmsack zwischen 2 Rohren, dorsal dem Peribranchialsacke, ventral dem Epicardialfortsatze, liegt.

In dem folgenden Stadium (Fig. 46) haben die beiden wichtigen Theile des Kiemendarmapparates nicht nur ihre Form, sondern auch

ihre Lage bedeutend verändert. Der Epicardialfortsatz, welcher bisher transversal zur Medianebene des Embryos lag, nimmt nun eine longitudinale Stellung an. Dennoch liegt er dem Darmsacke dicht an, welcher inzwischen stark gewachsen und bis zum proximalen Theil des Epicardialfortsatzes gelangt ist. Der linke Peribranchialsack folgt den Bewegungen des Darmsackes und wird bei dessen Wachsthum ebenfalls rechts zum ventralen Kiemensacke geschoben (Fig. 46 *Pbrv*). Er gelangt nun in unmittelbare Nähe des proximalen Theiles des Epicardialfortsatzes und liegt nicht der seitlichen, sondern der vorderen Wand desselben an, so dass das hintere, den Kiemensack berührende Ende des Darmsackes nicht neben den Peribranchialsack, sondern darunter zu liegen kommt (*Pbrv*, *Dsv*). Es ergeben sich daraus im ventralen Individuum dieselben Verhältnisse des Peribranchialsackes zum Kiemensacke, welche wir am dorsalen Kiemensacke beobachtet haben. Da der linke Peribranchialsack sich später in die linke Peribranchialhöhle, der hintere Theil des Darmsackes in den analen Darm verwandelt, so können wir schon jetzt den innigen Zusammenhang dieser beiden Theile des Kiemendarmapparates constatiren, welche später mit einander verwachsen und durch den Anus in offene Communication mit einander treten.

Im folgenden Stadium (Fig. 47) nimmt der Kiemensack des ventralen Individuums wiederum eine transversale Lage an, so dass seine Sagittalachse mit der Frontalebene des Embryos zusammenfällt. Im optischen Querschnitte erscheint er im Längsschnitte (Fig. 47). Der Epicardialfortsatz ist dabei bedeutend verlängert, dünn und bogenförmig; er liegt auch jetzt dem linken Darmsack parallel (*Epcrv*, *Dsv*). Seine eben beschriebene Lage nähert sich in so fern der definitiven, als er zum dorsalen Kiemensack unter einem Winkel von 90° steht, wie es auch später der Fall ist. In den weiteren Stadien dreht er sich aber nochmals um seine Achse, und dann schaut der linke Epicardialfortsatz dorsalwärts, der rechte ventralwärts, die Endostylfalte nach links, wie aus der Vergleichung der Fig. 47 und 49 ersichtlich ist. Die beiden Figuren können diese schwer zu beschreibenden Veränderungen in der Lage des Kiemendarmapparates des ventralen Individuums erläutern.

Bis jetzt haben wir uns hauptsächlich mit dem ventralen Darmsacke beschäftigt. Im dorsalen Darmsacke spielen sich auch wichtige Vorgänge ab, deren Resultat in der Verwandlung dieses

Theiles des Kiemendarmapparates in den Darmcanal des dorsalen Individuums besteht. In seiner Form ist der dorsale Darmsack dem ventralen sehr ähnlich: er stellt ebenfalls ein bogiges Rohr dar, welches in seinem dem dorsalen Kiemensack anliegenden Theile erweitert und desswegen birnförmig ist. Eigentlich bildet er mit dem dorsalen Kiemen- und Magenschlauch einen Ring, welcher in der Mitte, d. h. in der Sagittalebene des Embryos, noch unterbrochen ist; tritt aber erst die Verbindung des dorsalen Darmsackes mit dem entsprechenden dorsalen Magensack ein, so wird dieser Ring geschlossen, und der ganze Kiemendarmapparat des dorsalen Individuums gebildet. Letzterer bildet sich ganz analog dem des ventralen Individuums. In beiden Fällen haben wir die Vereinigung zweier halbrund gebogener Röhren: einer rechten — des Magensackes — mit einer linken — dem Darmsack. In beiden Fällen verbinden sich die beiden Röhren an ihren ventralen Enden mit einander, während die dorsalen, welche in beiden Fällen zu den analen Darmstücken werden, sich mit den entsprechenden Peribranchialsäcken oder ihrem Vereinigungsstück, der Cloacalhöhle, verbinden. Später, im allgemeinen Theil, werde ich eine Reihe schematischer Abbildungen geben, welche diese offenbar ziemlich complicirten Verhältnisse erläutern werden. In der Entwicklung des analen Darmes und namentlich in der Art seiner Verbindung mit der Cloacalhöhle zeigen die beiden Individuen bedeutende Unterschiede, die eigentlich schon aus der Lage der Seitenschläuche der primären Darmhöhle hervorgehen. Es ist nämlich aus der relativen Lage der beiden Seitenschläuche zur mittleren Abtheilung der primären Darmhöhle, welche sich ja in den Kiemensack des dorsalen Individuums verwandelt (s. oben pag. 437), ersichtlich, dass der anale Darm des letzteren ursprünglich mit dem Kiemensacke desselben verbunden ist. Wir haben ferner oben (pag. 432) gezeigt, dass in Folge der Einschnürung (Fig. 42) die Verbindung unterbrochen wird, und die beiden erwähnten Abtheilungen des Kiemendarmapparates sich trennen. Später werden wir Gelegenheit haben, diese Entwicklungsvorgänge näher zu beschreiben. In der Entwicklung des Kiemendarmapparates des ventralen Individuums trifft man aber Verhältnisse an, die von denen des dorsalen bedeutend abweichen. Der ventrale Darmsack ist vom Kiemensacke resp. von dem Magensacke desselben Individuums vollkommen getrennt; er muss desswegen, um damit einen vollständigen Ring zu bilden, durch seine beiden Enden damit resp. mit dem Magenschlauch und den Peribranchialsäcken verwachsen, und dies geschieht ventral zwischen

Magen- und Darmsack, dorsal zwischen Darmsack und Peribranchialsack.

Die beste Auskunft über die Entwicklung der Kiemen- und Darmsäcke bekommt man durch Querschnitte, zu denen wir nun übergehen. Taf. 19 Fig. 50—50 D zeigt eine Reihe von solchen aus einem Embryo, welcher dem der Fig. 48 sehr nahe steht. Der vorderste (Fig. 50) geht durch die oberen Theile der Endostylfalten und des dorsalen Magensacks. Von letzterem wird später die Rede sein; was den Endostyl betrifft, so erscheint er als ovale Blase, welche zwischen den beiden anderen ähnlichen Blasen, den lateralen Theilen des Kiemensackes (*Ks*), liegt. Auf der rechten Seite des Kiemensackes sieht man weiter das Verbindungsrohr zwischen den beiden Kiemensäcken (*Vbk*), das aber, da es etwas schräg durchschnitten ist, wie ein Blindsack erscheint. Drei Schnitte weiter nach hinten (Fig. 50 A) sieht man die tief gehenden Endostylfalten (*Ens*) und die beiden lateralen Theile des Kiemensackes, die mit der Endostylhöhle zusammen eine gemeinschaftliche Höhle bilden. In dem folgenden Schnitte (Fig. 50 B) ist das Verbindungsrohr zwischen Kiemensack und Magensack getroffen. Die beiden stehen zwar mit einander in zweifacher Verbindung: 1) durch den früher erwähnten, bei der Entwicklung der beiden Säcke übrig bleibenden Theil des primären rechten Seitenschlauches (Verbindungsrohr); 2) durch die Ösophagealausstülpung, welche ebenfalls schon oben erwähnt wurde. Diese beiden Verbindungen sieht man aber nicht auf ein und demselben Schnitte, denn die Ösophagealausstülpung kommt erst etwas tiefer zum Vorschein; die Verbindung, von der jetzt die Rede ist, ist nämlich die, welche den Überrest des Seitenschlauches darstellt. Noch weiter hinten (Fig. 50 C) trifft man auf dem Querschnitte zwei neue röhrenförmige Fortsätze des Kiemensackes (*Epcrdr* und *Epcrdl*), die symmetrisch liegen und die Anlagen der beiden Epicardialröhren des dorsalen Individuums sind. Histologisch sind sie der Wand des Kiemensackes vollkommen gleich, sie liegen aber viel tiefer als die später zu erwähnende Pericardialblase und haben mit dieser nichts zu thun. Endlich zeigt sich auf dem noch tiefer geführten Schnitte (Fig. 50 D) die Ösophagealausstülpung (*Oes*) als kurzes, weites Rohr, das schon mit dem Magensacke in offener Verbindung steht.

Wir kommen schließlich zum 3. Theil des Kiemendarmapparates, nämlich zum Magenschlauch, welchen wir bis jetzt außer Acht gelassen haben, da er sich in der That später als alle übrigen Theile

desselben differenzirt. Während diese sich bereits in die entsprechenden Organe umwandeln, wächst der Magenschlauch bedeutend nach der ventralen Seite des Körpers aus, ohne irgend welche merklichen Veränderungen in seinem Bau zu zeigen. Die ersten Schritte der Formveränderung nun bestehen in seiner Sonderung in 2 Theile, welche aber durch eine Einschnürung noch lange mit einander verbunden bleiben. Dies kommt ungefähr in dem Stadium der Fig. 44 vor, wo der linke Epicardialfortsatz des ventralen Kiemensackes bereits bedeutend gewachsen ist. Eine Reihe Querschnitte aus demselben Stadium ist in Fig. 51—51 E abgebildet.

Eine ziemlich genaue Erkenntnis vom Bau des Magenschlauches gewinnt man durch die Betrachtung des Embryos von der rechten Seite; zur Ergänzung können Querschnitte aus demselben Stadium dienen. Die beiden oben schon erwähnten Abtheilungen des Magensackes, die durch die mittlere Einschnürung mit einander verbunden sind (Fig. 48) und als dorsaler und ventraler Magensack bezeichnet werden können, kommen als Ausbuchtungen der äußeren Wand des Magenschlauches zum Vorschein. Der dorsale Magensack (Fig. 48 *Mgsd*) liegt gerade hinter dem dorsalen, der ventrale (*Mgsv*) hinter dem ventralen Kiemensacke, so dass die erwähnte Einschnürung genau dem Verbindungsrohr der beiden Kiemensäcke entspricht und dahinter und ihm gegenüber zu liegen kommt. Die Einschnürung will ich als Verbindungsrohr der Magensäcke bezeichnen. Es ist von außen sehr schwer zu sehen, da es in Folge der starken Ausbuchtung des dorsalen Magensackes sehr tief liegt. Es tritt aber sehr deutlich an den Querschnitten auf (Fig. 51—51 E, *Vbmg*). Die genaue Betrachtung dieser Serie lässt mehrere interessante Details erkennen, welche bei der Totalansicht des Embryos gar nicht zu unterscheiden sind. Der hinterste von diesen Schnitten (Fig. 51) geht durch den mittleren Theil des dorsalen Magensackes. Dieser ist kuppelförmig nach außen vorgetrieben, und zwar in seinem ventralen Theil (*Pym*) am stärksten ausgebuchtet. Das Verbindungsrohr (*Vbmg*) kommt hier nur theilweise, als blindes Rohr zum Vorschein. In dem unmittelbar folgenden Schnitte (Fig. 51 A) erscheint diese ventrale Auftreibung (*Pym*) als blinder Fortsatz, welcher auch in allen anderen Schnitten sehr deutlich und, wie man im vordersten Schnitte sieht (Fig. 51 E, *Pym*), etwas nach außen abgelenkt ist. Aus der Vergleichung der Schnitte dieser Serie kann man sich eine Vorstellung davon machen, dass der Magensack eine Blase ist, welche vorn und außen in einen Zapfen ausläuft: dieser ist aber eigentlich nur wenig

differenzirt und tritt daher an den ganzen Embryonen nicht deutlich hervor.

Die Bildung des eben beschriebenen Fortsatzes ist ein wichtiger Vorgang in der Entwicklung des dorsalen Magensackes resp. des Magens des dorsalen Individuums, da er die Anlage eines besonderen Theiles des Magens repräsentirt, durch welchen später der Magensack mit dem Darmsacke in Verbindung tritt. Der ausgebildete Magen der *Diplosoma*-Larven ist nämlich ein halbkreisförmiges Rohr, dessen vorderes, mit dem Ösophagus verbundenes Ende zu einem Sack (Cardia, *Mgr*) erweitert ist, während der Rest (Pylorus, *Pym*) nur in der Nähe der Verbindung mit dem Darme wieder etwas erweitert ist. Diese beiden Theile des Magens sind im Magensacke bereits ganz früh angelegt und durch seine beiden so eben hervorgehobenen Abtheilungen dargestellt; und so nenne ich den Haupttheil des Magensackes (Fig. 51 *Mgr*) von jetzt ab seine cardiale Abtheilung, den blinden Fortsatz (Fig. 51—51 E, *Pym*) aber, der später zum Pylorus wird, seine pylorische Abtheilung. Das Wachsthum der letzteren Abtheilung geht ziemlich schnell vor sich, aber erst in der nächsten Periode, und wird desswegen erst unten pag. 451 ff. genauer beschrieben.

Die Anlage des Pericardiums. Die Untersuchung der ersten Stadien des Pericardiums gehört zu den schwierigsten Aufgaben der Embryologie der Ascidien, und *Diplosoma Listeri* macht in dieser Beziehung keine Ausnahme. Die Anlage des Pericardiums ist sehr klein und so tief zwischen den Theilen des Magensackes verborgen, dass sie nur an den Querschnitten und auch nur mit den stärksten Vergrößerungen entdeckt werden kann. Die Abbildungen, welche die Entwicklung des Pericardiums betreffen, sind desswegen mit einem Immersionssystem (Zeiss $^1/_{12}$ Ölimmersion) gezeichnet worden. Zur Erläuterung der ersten Stadien des Pericardiums mögen uns dieselben Querschnitte dienen, welche wir zur Demonstrirung der Entwicklung des Magensackes benutzt haben (Fig. 51—51 B, *Pcd*). Der hinterste Querschnitt der angeführten Serie zeigt, dass zwischen dem Magensacke und dem Ektoderm eine ziemlich ansehnliche Lage Mesenchym liegt, die aus verästelten oder spindelförmigen, wahrscheinlich amöboid beweglichen Zellen besteht. An derselben Stelle liegt auch ein kleiner Zellklumpen, welcher auf 3 Schnitten hinter einander entdeckt werden kann und auf zweien davon hohl ist (Fig. 51—51 B, *Pcd*). Dieser Klumpen stellt nichts Anderes als die Anlage des Pericardiums dar. Die Zellen, welche diese jüngste Blase zusammen-

setzen, sind ihrer Tinctionsfähigkeit und ihrer Form nach den Mesenchymzellen sehr ähnlich, und da die Blase mit keinem von den inneren Organen in Verbindung steht, so finde ich, dass ihre Entstehung aus den Mesenchymzellen die wahrscheinlichste ist. Natürlich müssten zur festen Begründung dieser Behauptung noch jüngere Stadien untersucht werden; es ist mir aber nicht gelungen, solche aufzufinden. Ich kann daher dem Gesagten nur noch hinzufügen, dass die Epicardialfortsätze des dorsalen Kiemensacks in keiner Beziehung zur Pericardialblase stehen, so dass die Möglichkeit der Bildung dieses Organs aus den Epicardialfortsätzen — was nach VAN BENEDEN & JULIN bei einigen Ascidienknospen vorkommt — hier ausgeschlossen werden muss. Später treten allerdings die Epicardialfortsätze mit der Blase in Berührung; dies ist aber secundär und steht zur Bildung der Blase in keiner directen Beziehung.

f. Entwicklung des Cellulosemantels.

Die Bildung des Cellulosemantels geht während der ganzen Reihe der oben beschriebenen Stadien vor sich und kann desswegen am besten in einem besonderen Capitel betrachtet werden. Der Mantel von *Diplosoma* ist wie der von *Distaplia* kein Product der Embryonalzellen, sondern bildet sich ganz und gar auf Kosten der Kalymmocyten, die ganz gewiss die Derivate der Follikelzellen sind. Ich will mich hier nicht bei der Bildung dieser sonderbaren und für die Tunicaten so charakteristischen Elemente aufhalten, da eine genaue Beschreibung ihrer Entstehung eine specielle Betrachtung verdient, welche dem Zweck dieses Aufsatzes nicht vollkommen entspricht. Ich will nur hervorheben, dass alle meine Präparate mir keinen Zweifel darüber lassen, dass die Kalymmocyten von den Follikelzellen stammen; hierin stimme ich mit den neuen und sehr genauen Untersuchungen von JULIN[1] vollkommen überein.

Die ganze Bildungsgeschichte des Cellulosemantels von *Diplosoma* ist nichts Anderes als die Geschichte der Wanderung der Kalymmocyten, welche mit ihrer Verwandlung in die fixirten Zellen abschließt, die als Cellulosezellen resp. Cellulosewaben erscheinen. Desswegen will ich zunächst die Kalymmocyten in ihren frühesten Zuständen näher betrachten. Bevor wir aber zu dieser Betrachtung übergehen,

[1] Structure etc. (s. oben pag. 378 Anm. 1).

will ich hier den Bau des fertigen Mantels der *Distaplia*-Larven in wenigen Worten beschreiben.

Der Cellulosemantel der Larven von *Diplosoma* zeichnet sich durch eine wabenförmige Structur aus und darf desswegen zu einem und demselben Typus mit dem von *Distaplia* gerechnet werden[1]. Er ist eine mit dem Larvenkörper lose verbundene dicke Hülle, welche bei näherer Betrachtung aus wabenförmigen Höhlen voll heller Flüssigkeit besteht. Jede Höhle wird von einer dünnen Hülle begrenzt, an deren innerer Oberfläche eine dünne Protoplasmaschicht und ein Kern unterschieden werden können. Jede Höhle resp. Wabe stellt demnach eine Zelle dar, welche der typischen Pflanzenzelle nicht unähnlich ist. Weiter unten werden wir uns davon überzeugen, dass diese Auffassung der Waben durch die Entwicklungsgeschichte des Mantels vollkommen gerechtfertigt erscheint, indem jede Wabe in der That aus einer einzigen Zelle (einer Kalymmocyte) ihren Ursprung nimmt.

Die Kalymmocyten zeichnen sich im Eie von *Diplosoma* durch viele Eigenthümlichkeiten in ihrem Bau vor den anderen Zellen sehr scharf aus. Besonders schön treten sie an den gefärbten Präparaten hervor, wo sie bereits bei schwachen Vergrößerungen dank ihrer intensiven Färbung sich sehr leicht unterscheiden lassen. Die starke Imprägnation ihres Plasmas kann wohl durch die feinkörnige Structur desselben erklärt werden: während die Embryonalzellen bis zu den letzten Stadien viel Dotter enthalten, sind die Kalymmocyten ganz dotterfrei, und darin liegt der Grund zu ihrer bedeutenden Imprägnationsfähigkeit. Die Form der Kalymmocyten ist, wenigstens während ihres mobilen Zustandes, verschieden; sind sie einmal fixirt, so werden sie in Folge des gegenseitigen Druckes polygonal. Sie haben keine äußere Hülle, sondern bestehen nur aus Protoplasma nebst Kern und sind frei beweglich. Durch letztere Eigenschaft kann nicht nur die Verschiedenheit ihrer Form, sondern auch die Unbeständigkeit ihrer Lage erklärt werden. Ihre Anordnung bietet in gewissen Stadien viel Eigenthümliches dar. Verfolgt man nämlich ihre Vertheilung bei den jüngeren und älteren Embryonen, so kann man immer die Stellen finden, wo sie sich mit besonderer Vorliebe ansammeln. Ganz früh sind solche Lieblingsstellen die Furchen zwischen den

[1] Vgl. meinen Aufsatz: Über die Thätigkeit der Kalymmocyten (Testazellen) bei der Entwicklung einiger Synascidien. in: Festschr. Leuckart Leipzig 1892 pag. 109 ff.

Blastomeren, wo man den größten Theil aller Kalymmocyten immer auffinden kann. Später spielt dieselbe Rolle die Vertiefung zwischen Schwanz und Leib des Embryos, wo sie an der Schwanzwurzel als 2 Zellklumpen auftreten. Man könnte daraus schließen, dass die Kalymmocyten sich überhaupt in allerlei Vertiefungen ansammeln; dieser Schluss erscheint aber nicht ganz berechtigt, wenn man bedenkt, dass sie eben in den wichtigsten Stadien des Cellulosemantels sich auf den ganz flachen Seiten des Embryonalleibes ansammeln. Alle hier hervorgehobenen Wanderungen der Kalymmocyten werden durch die Abbildungen erläutert, die wir nun etwas genauer betrachten wollen.

Ihre Ansammlung in den Furchen zwischen den Blastomeren ist auf mehreren Abbildungen sichtbar. Bei der Beschreibung der Furchungsstadien (oben pag. 381) habe ich schon bemerkt, dass dank einer solchen Vertheilung der Kalymmocyten die Blastomeren viel schärfer als sonst hervortreten. Erst in den späten Stadien der Epibolie geben sie ihre ursprüngliche Vertheilung zwischen den Blastomeren auf und sammeln sich in der Blastoporgrube an (Taf. 17 Fig. 15), um dort einen Zellhaufen zu bilden, welchen ich als Kalymmocytenpfropf zu bezeichnen pflege (*Kcp*). Hier sei bemerkt, dass ich bei der Untersuchung der Schnitte von verschiedenen Stadien sie nie im Inneren der Blastomeren angetroffen habe, während sie bei den anderen Ascidien (z. B. bei *Distaplia* von Davidoff, bei *Pyrosoma* von mir) daselbst beobachtet wurden. Bei *Diplosoma* scheinen sie sich nur auf der Oberfläche des Eies bewegen zu können, ohne ins Innere desselben einzudringen. Nach dem Schluss des Blastopors kommen sie aus der Blastoporgrube heraus und sammeln sich theilweise in der Rückenrinne, theilweise auf der Oberfläche des Eies an. Nach dem Schluss der Rückenrinne ziehen sie sich von ihr zurück und gehen auf die Rückenfläche des Embryos über, wo sie in der oben erwähnten Weise sich an der Schwanzwurzel anhäufen. Letztere Stelle darf als die definitive betrachtet werden. Wenn der Schwanz zu einem kleinen Vorsprung geworden ist (Taf. 18 Fig. 27 *Kc*), bilden sie 2 dreieckige Zellplatten um seine Wurzel, die sich bei dem weiteren Wachsthum des Schwanzes an ihm entlang ausbreiten und die Anlage seines Cellulosemantels darstellen. Durch Betrachtung von Längsschnitten kann man sich davon überzeugen, dass die Kalymmocytenplatten sich noch an die Follikelhaut anheften (Fig. 26 B). Die Vergleichung der Schnitte aus einer und derselben Serie beweist, dass die beiden Platten sich an der Schwanzwurzel ausbreiten und von

dort auf die Seiten des Rumpfes übergehen. Demnach kann man schon jetzt 2 Abtheilungen der Kalymmocytenplatten: eine Schwanz- und eine Rumpfabtheilung (Fig. 26 B, *Sz* und *Rz*) unterscheiden, welche die Anlagen des Schwanzmantels und des Rumpfmantels darstellen. In dem eben genannten Stadium sind diese beiden Theile aber noch mit einander verbunden.

Ein sehr wichtiges Moment in der Entwicklung des Cellulosemantels tritt in dem Stadium ein, wo die saugnapfförmigen Organe angelegt sind (Taf. 19 Fig. 38). Es ereignen sich nämlich zwei wichtige Vorgänge: die Abtrennung der beiden Kalymmocytenplatten von der Follikelhaut und die damit in Zusammenhang stehende schärfere Scheidung der beiden schon besprochenen Theile der Platten, die zur Anlage des Schwanz- und des Rumpfmantels werden. Beide Vorgänge werden durch die Ausscheidung der Cuticula an der Oberfläche der Platten eingeleitet.

Die aus Kalymmocyten bestehenden Rumpfplatten sind bedeutend gewachsen und angeschwollen, so dass man sie ohne Mühe an den aufgehellten Embryonen unterscheiden kann. Sie liegen zu beiden Seiten des Rumpfes (Fig. 38 *Rz*), sind kuchenförmig, glashell und durchsichtig, so dass man, um sie scharf zu sehen, den Embryo so rollen muss, dass sie im optischen Längsschnitte zur Ansicht kommen. Dann kann man auch ihre Grenzen ziemlich leicht nachweisen. Von diesem Stadium ab findet man sie stets (Fig. 38, 46, 47 *Rz*).

Die Querschnitte (Fig. 38 A) zeigen in dem Bau der Kalymmocytenplatten des Schwanzes und des Rumpfes wichtige Veränderungen, die die eigentliche Ursache zur Sonderung dieser beiden Theile der ursprünglich einfachen Platten darstellen. Im oberen Theil des eben citirten Querschnittes liegt der Schwanz, worin sehr deutlich die Chorda (*Ch*), die beiden Muskelplatten (*Msk*), das Rückenmarksrohr, das Schwanzentoderm (*En*) und die Ektodermhülle zu unterscheiden sind. Rechts und links vom Schwanze liegen 2 dreieckige, durch scharfe cuticulare Hüllen begrenzte Höhlen (*Sz*), in welchen ein Paar Zellen frei liegen. Aus Lage und Form beider Räume erkennt man in ihnen sofort die beiden Cellulosefloss en des Schwanzes: die Rücken- und die Bauchflosse, welche aber von ihrem definitiven Zustande ziemlich bedeutend abweichen. Anstatt der eigentlichen Cellulosesubstanz enthalten sie eine glashelle Flüssigkeit, worin die Zellen sich frei bewegen können. Die Natur der Zellen selbst kann an den gefärbten Präparaten sehr leicht bestimmt werden: sie sind viel stärker gefärbt, als die übrigen

Embryonalzellen und enthalten ein stark imprägnirbares Kernkörperchen, besitzen also die Merkmale, wonach man sie ganz sicher als Kalymmocyten erkennen kann. Sie liegen eigentlich genau dort, wo früher die Kalymmocyten waren, nämlich zu beiden Seiten des Schwanzes, und unterscheiden sich von ihrem ursprünglichen Verhalten dadurch, dass sie nicht frei in dem Follikelraum, sondern in den von der Cuticula begrenzten Räumen enthalten sind. Diese Cuticula treffen wir jetzt zum 1. Mal an: sie ist also inzwischen gebildet worden, und es erhebt sich nun die Frage: was für Zellen sind es, die sie ausgeschieden haben? Die Ektodermzellen sind es gewiss nicht; denn wären sie es, wie könnte dann das Vorkommen der Kalymmocyten im Innern der beiden von der Cuticula begrenzten Flossenhöhlen erklärt werden? Wäre die Cuticula durch die Ausscheidung der Ektodermzellen zu Stande gekommen, so müssten die Kalymmocyten, die vor der Ausscheidung der Cuticula nach außen vom Ektoderm lagen, sich auch jetzt außerhalb der cuticularen Hülle befinden; sie liegen aber innerhalb. Man kann auch schwerlich ihre Ausscheidung den Follikelzellen zuschreiben, und zwar aus dem Grunde, weil die Cuticula die beiden Oberflächen des Schwanzes, die äußere und die innere, welche dem Embryonalleibe anliegt, umgiebt. Endlich könnte man die Kalymmocyten für die Ausscheidung der Cuticula verantwortlich machen, und ich glaube in der That, dass sie die Cuticula hervorbringen. Den Grund zu dieser Behauptung finde ich in der allgemeinen Fähigkeit der Kalymmocyten bei *Diplosoma*, die cellulosehaltige Cuticula auszuscheiden. In den Rumpfkalymmocytenplatten kann die Ausscheidung der cuticularen Hüllen, welche als Scheidewände zwischen den Höhlen des Cellulosemantels fungiren, Schritt für Schritt verfolgt werden. Auf dieser ihrer Thätigkeit beruht die Erklärung der wabenförmigen Structur des Cellulosemantels, wie unten pag. 447 genauer gezeigt wird. Wir werden auch weiter sehen, dass die Kalymmocyten in der Rumpfcellulose die helle Flüssigkeit ausscheiden können, welche die Waben erfüllt. So halte ich mich denn zu dem Schluss berechtigt, dass die Kalymmocyten der Schwanzregion mit derselben Fähigkeit begabt sind, und dass die Cuticula, welche die Flossenhöhlen begrenzt, sowie die Flüssigkeit, welche sie ausfüllt, die Ausscheidungs- und Umwandlungsproducte der Kalymmocyten darstellen. Wir können uns die Bildung der Schwanzflosse folgendermaßen vorstellen. Die Kalymmocytenplatten, welche sich nach der Bildung des Schwanzes um dessen Wurzel anhäufen, breiten sich mit dem Wachsthum

des Schwanzes aus und kommen zu seinen beiden Seiten zu liegen. Die Kalymmocyten scheiden dann eine feine Cuticula aus, die sie von allen Seiten umgiebt und die äußere Umgrenzung des Schwanzes bildet. Später sammelt sich zwischen ihr und den Kalymmocyten die helle Flüssigkeit an, welche die Cuticula auftreibt und die Kalymmocytenplatten in die Schwanzflossen umwandelt.

Ich muss endlich noch eine Erscheinung hervorheben, nämlich das Verhältnis in der Lage der Schwanzkalymmocytenplatten zu den aus ihnen entstandenen Flossensäumen. Wir haben früher erwähnt, dass diese Platten ursprünglich zu beiden Seiten des Schwanzanhanges liegen. Die Flossensäume nehmen eine andere Stellung gegen den Schwanz ein, da ja die eine dorsal, die andere ventral liegt. Diese Veränderung kann durch die Lageänderung des Schwanzes selbst ihre Erklärung finden: der Schwanzanhang, welcher ursprünglich median, d. h. mit seiner neuralen Fläche nach oben, mit der hämalen nach unten liegt, wird später verschoben und kommt mit den beiden erwähnten Flächen lateral zu liegen, so dass seine neurale nach der einen Seite des Embryos, seine hämale nach der anderen gewendet ist. Dies geschieht vor der Verwandlung der Kalymmocytenplatten in die Flossensäume und führt dazu, dass die letzteren nicht lateral, sondern median zur Schwanzachse gestellt erscheinen.

Die Vorgänge, welche sich in den Rumpfkalymmocytenplatten abspielen, sind denen der Schwanzplatten ziemlich ähnlich. Die Rumpfplatten sind ebenfalls 2 Schläuche voll heller Flüssigkeit, die von der cuticularen Hülle begrenzt sind und viele freie Kalymmocyten enthalten (Fig. 38 A, *Kc*). Manche von letzteren heften sich der cuticularen Hülle an, die anderen sind gruppenweise versammelt und finden sich entweder an der Oberfläche des Embryos oder liegen in der Höhle der Schläuche frei. Die Form der Kalymmocyten ist meistens oval: man findet aber viele, die sich in feine Fortsätze ausziehen und spindelförmig oder selbst sternförmig sind. Immerhin zeichnen sie sich durch ein stark tingirbares Protoplasma und einen ovalen Kern mit kleinen, punktförmigen Kernkörperchen vor den anderen Zellen aus.

Nachdem die allgemeine cuticulare Hülle um die Schwanz- und Rumpfkalymmocytenplatten ausgeschieden ist und zur Sonderung beider Theile geführt hat, treten in den Kalymmocyten wichtige Vorgänge auf, welche die Verwandlung dieser Zellen in die Cellulosewaben einleiten. Sie bestehen in der Ausbildung der Cellulose-

hülle um jede Kalymmocyte, durch welche diese sich in eine geschlossene Blase verwandelt. Untersucht man einen Schnitt durch die Platten des Embryos der Fig. 39, so findet man daselbst folgende Structur (Fig. 40 H u. J). Die Platten sind, wahrscheinlich in Folge der Ausscheidung eines Theiles der Flüssigkeit, stark abgeflacht. Die Kalymmocyten sind nicht mehr frei in der Flüssigkeit beweglich, sondern fixirt (Fig. 40 H, *Kc*). Sie sind verschieden gestaltet: die meisten dreieckig, es kommen aber auch viereckige, polygonale und selbst abgerundete vor. Betrachtet man sie bei starker Vergrößerung (Zeiss Imm. $^1/_{12}$), so ergiebt sich, dass jede eine feine cuticulare Hülle um sich ausgeschieden hat, mit der sie je nach der Lage entweder an der allgemeinen Hülle der Platte oder an der Hülle der benachbarten Kalymmocyte befestigt ist. Die Beschaffenheit des Plasmas und ihr Verhalten zu den Färbemitteln bleiben unverändert.

Die weiteren Vorgänge im Cellulosemantel bestehen in der allmählichen Verwandlung der Kalymmocyten in die wabenförmigen Blasen, die den definitiven Mantel zusammensetzen. Dieser Process geht nicht in der ganzen Dicke der Platten gleichzeitig vor sich. Die Verwandlung beginnt an der Peripherie und schreitet von dort in die Tiefe hinein, so dass man in den Schnitten immer die Übergangsformen zwischen den unveränderten Kalymmocyten und den ausgebildeten Cellulosewaben vor Augen haben kann. Das jüngste von diesen Stadien ist in Fig. 43 A im Querschnitte abgebildet. Die Platte ist im Vergleich mit dem vorhergehenden Stadium bedeutend verdickt, und dies muss theilweise der Zellenvermehrung, theilweise dem Wachsthum der Cellulosezellen resp. der Kalymmocyten zugeschrieben werden. Die Cellulosezellen sind dabei polygonal geworden und allseitig von feinen cuticularen Hüllen bedeckt, während früher die Celluloschülle bei den meisten Zellen nur an einer Seite vorhanden war. Das Protoplasma der Kalymmocyten, welches den ganzen Raum unter der Celluloschülle erfüllt, ist gleichartig, feinkörnig und in so fern chemisch bedeutend verändert, als es sich nun nicht mehr so stark färben lässt wie früher. In den Kernen findet man auch einige Veränderungen: sie haben sich abgerundet und ihre kleinen Kernkörperchen verloren, treten auch im blassen Protoplasma viel schärfer als früher hervor.

Im Stadium der Fig. 45 trifft man weitere wichtige Veränderungen im Bau der Kalymmocyten resp. der Cellulosezellen an (Fig. 45 A). Sie bestehen in der Ansammlung einer hellen Flüssig-

keit in manchen Zellen, welche immer mehr zunimmt und schließlich die Zellen in Blasen verwandelt. Ich habe schon oben bemerkt, dass bei der Untersuchung von Schnitten die verschiedenen Stadien einer solchen Umwandlung angetroffen werden. So sind in Fig. 45 A (der Schnitt hat den Rand der Kalymmocyten- resp. Cellulosepla tte getroffen) die Randzellen bereits vollständig in Cellulosewaben verwandelt, während die mittleren und tieferen Cellulosezellen sich noch in Verwandlung befinden. Das Bild ist so übersichtlich und giebt die Veränderungen der Zellen bei der Verwandlung so deutlich wieder, dass es nur weniger Erläuterungen bedarf. Die Verwandlung der Cellulosezellen fängt mit der Ansammlung einer hellen Flüssigkeit in ihrem Innern an, welche sich mehr und mehr anhäuft und die Zelle ausdehnt. Sehr wahrscheinlich hat sich diese Flüssigkeit auf Kosten des Protoplasmas selbst gebildet; wenigstens kann man an den Schnitten bemerken, dass ihre Zunahme mit der Abnahme des Protoplasmas verbunden ist. Das feinkörnige Plasma liegt immer um den Kern herum. In den kleinen, tieferen Zellen des citirten Schnittes (Fig. 45 *A*) füllt es den ganzen Zellenraum aus, bei den größeren, peripherischen geht es an die Wände der Zellen und ist endlich in den ausgebildeten Waben so weit an die Wände gedrängt und durch die Flüssigkeit comprimirt, dass es als dünner Saum unmittelbar an die Cellulosehülle der Wabe zu liegen kommt. Der Kern folgt diesen Bewegungen des Plasmas nach und ist in den großen ausgebildeten Zellen wandständig. Das Gesammtbild des Cellulosemantels trägt so einen eigenthümlichen Charakter und ist dem des Pflanzengewebes nicht unähnlich.

Die eben erörterten Erscheinungen stellen die Hauptmomente in der Entwicklung des Cellulosemantels dar. Die weiteren Vorgänge bestehen hauptsächlich in der Verwandlung der Kalymmocyten, welche sich in der beschriebenen Weise abspielt. Diese ist, wie wir aus dem Schnitte Fig. 45 A gesehen haben, mit dem Wachsthum der Cellulosezellen verbunden. Da die Cellulosesehicht nur aus diesen Elementen besteht, so ist es verständlich, dass ihr Wachsthum die Ausbreitung der Cellulosesehicht bedingt. Man kann sich in der That davon überzeugen, dass die Anlage des Mantels, welche zuerst aus 2 kleinen, auf dem Rücken des Embryos mit einander verbundenen Platten besteht, sich später in eine dicke Hülle verwandelt, welche den ganzen Rumpf umfängt.

Aber die Cellulose breitet sich nicht nur in der Fläche aus, sondern verdickt sich auch, und dies ist ebenfalls vom Zellenwachs-

thum bedingt. Es bilden sich durch die allmähliche Verwandlung der tieferen Zellen immer neue Cellulosewaben, welche die alten nach oben emporheben und zur Verdickung der Cellulose beitragen. Dieser Process schließt aber mit dem Ausschlüpfen der Larve nicht ab. Bei den ältesten, zum Ausschlüpfen bereiten Embryonen trifft man in den tieferen Schichten des Mantels noch immer Kalymmocyten an, die nicht in Waben verwandelt sind. Sie bilden mehr oder minder große, aus mehreren Zellen bestehende Nester, welche in ziemlich bestimmten Regionen des Embryonalleibes, nämlich zwischen den beiden Individuen, angetroffen werden können. Die Zellen haben noch die Eigenschaft der Kalymmocyten beibehalten, sich intensiv zu färben; sie liegen theilweise frei, theilweise sind sie in die Cellulosehüllen eingeschlossen. Einige von diesen Nestern sind auf den Schnitten Fig. 50 und 50 A abgebildet. Bei den fixirten und in Verwandlung begriffenen Larven trifft man noch solche Nester an, die offenbar zum Wachsthum der Cellulosehülle der jungen Colonie beitragen.

Aus den bis jetzt beschriebenen Vorgängen kann man schließen, dass an der Bildung des Cellulosemantels bloß die Kalymmocyten theilnehmen. Während ich demnach ihnen die ausschließliche Rolle bei der Bildung des Mantels der Embryonen zuschreiben muss, kann ich doch die Möglichkeit nicht ausschließen, dass während der postembryonalen Periode auch andere Zellen, z. B. die Mesenchymzellen, in den schon gebildeten Mantel übergehen und sich am Wachsthum desselben betheiligen.

g. Definitive Entwicklung beider Individuen des Zwillingsembryos. Ausbildung des Kiemendarmapparates. Entwicklung des definitiven Nervensystems. Pericardium und Herz. Bildung der ersten Knospen.

Der Embryo ist in dem Stadium, wo wir ihn verlassen haben, bereits mit den Anlagen aller Organe beider Individuen versehen. Die Vorgänge, zu denen wir uns nun wenden, bestehen in der weiteren Entwicklung dieser Anlagen und in der Ausbildung der Form des Embryos.

Die äußere Form unterliegt in diesen letzten Stadien bedeutenden Veränderungen, die zum Theil von dem Wachsthum des Kiemendarmapparates und der ihn umgebenden Organe, zum Theil von der

immer weiter fortschreitenden Absorption des Dotters in den Zellen des prägastralen Entoderms bedingt werden, welche die Abnahme der hinteren als Dottersack fungirenden Abtheilung des Körpers zur Folge hat. Die Abnahme des Dottersackes erkennt man durch Vergleichung der Fig. 49 und 53, wo er noch ansehnlich groß und rund ist, mit Fig. 54 und 55, wo er bedeutend kleiner geworden ist und schließlich (Fig. 56) als kleine trichterförmige Blase auftritt. Hiermit parallel geht das Wachsthum der Leiber beider Individuen vor sich. Wir haben schon oben gezeigt, dass der Darmcanal jedes Individuums aus 3 Anlagen (Kiemen-, Darm- und Magensack) entsteht; diese alle treiben bei ihrem Wachsthum die Außenwände des Körpers hervor, welche daher als 6 kleine Hügel erscheinen. Dies hat sicherlich Ganin[1] zu der Annahme geführt, dass jedes Individuum sich aus 2 Knospen, die er als Brust- resp. Bauchknospen bezeichnet, bilde. Ganin bemerkt darüber, jede von diesen 4 Knospen entstehe aus einer Verdickung des Hautblattes, und diese Bemerkung genügt, um sich davon zu überzeugen, dass Ganin die Anlagen des Darmcanals gar nicht gesehen und die wahren Ursachen der Bildung der vermeintlichen Knospen nicht erkannt hat. Wenn man die Hervorragungen des Ektoderms, welche durch die Bildung des Darmcanals bedingt sind, als Knospen betrachten will, so muss man nicht 4, sondern 6 solche Knospen unterscheiden, da auch auf der linken Seite des Embryos 2 durch die Darmsäcke bedingte Hervorragungen existiren, die Ganin nicht bemerkt hat. Ich glaube doch, dass die oben aus einander gesetzten Vorgänge die Ganin'sche Ansicht keineswegs bestätigen, und dass wir keinen Grund dazu haben, die eben beschriebenen Hervorragungen als Knospen zu betrachten. Sonst müsste man auch den mittleren Theil der primären Darmhöhle, woraus der Kiemensack des dorsalen Individuums entsteht, als eine Knospe betrachten, trotzdem er dem Kiemensacke aller anderen Ascidien vollkommen homolog ist.

Von den äußeren Organen verdient der complicirte Fixationsapparat eine besondere Besprechung. Wir haben ihn in einem sehr jungen Stadium verlassen, wo er aus 3 schalenförmigen Ektodermeinstülpungen besteht (Taf. 19 Fig. 38 *Sn*^{1}, *Sn*^{2}, *Sn*^{3}). Später ragen diese von der Oberfläche des Körpers als kleine kuppelförmige, sagittal hinter einander liegende Knöpfchen (Fig. 39 *Sn*^{1}, *Sn*^{2}, *Sn*^{3})

[1] s. oben pag. 370 Anm. 3.

hervor. Im Grunde jedes Saugnapfes bildet sich dann eine Ektodermverdickung, die aus hohen cylindrischen Zellen besteht. Mit der Zeit verschieben sich die Organe so, dass sie gegenüber dem ventralen Individuum zu liegen kommen. Ihre weitere Entwicklung äußert sich hauptsächlich in ihrem Wachsthum, wobei sie die Gestalt hohler röhrenförmiger und an ihrem freien Ende mit einem Knopfe versehener Ektodermfortsätze erhalten (Fig. 41). Zur Zeit der Theilung des Kiemenschlauches treten neben den Saugnäpfen noch 2 hohle cylindrische Ektodermausstülpungen auf, die Anlagen der von Gegenbaur als pelottenförmige Organe bezeichneten Theile des Fixationsapparates (Fig. 41 *Plt*). Sie unterscheiden sich von den Saugnäpfen hauptsächlich dadurch, dass sie an ihrem freien Ende keine Einstülpung haben, sondern dort abgerundet sind; später tritt dort eine Ektodermverdickung auf. Die pelottenförmigen und die saugnapfförmigen Organe werden in ihrem Wachsthum von dem Cellulosemantel nicht gehindert, da dieser zuerst vom Rücken ventralwärts wächst, und der vordere Theil des Embryos noch lange Zeit unbedeckt von ihm bleibt. Wenn aber der Embryo vom Cellulosemantel vollständig umwachsen wird, sind beiderlei Organe des Fixationsapparates so weit ausgewachsen, dass sie so lang wie der Rest des Embryonalleibes sind (Taf. 20 Fig. 55 und 56). Sie erscheinen dann als gekrümmte Röhren, die den Cellulosemantel durchsetzen und an ihren aus dem Cellulosemantel heraustretenden Enden die bedeutenden saugnapf- oder pelottenförmigen Erweiterungen tragen. Inzwischen haben sich letztere auf 4 vermehrt, und diese Zahl ist für die ausgebildete Larve charakteristisch.

Indem ich die beiden hier hervorgehobenen Organe zu einem und demselben Fixationsapparat rechne, will ich doch bemerken, dass ihre Function verschieden sein muss. Die eigentlichen Fixationsorgane sind die Saugnäpfe, mit denen sich die Larve bei ihrer Verwandlung festsetzt. Die pelottenförmigen Organe, welche überhaupt kleiner als jene und in den Cellulosemantel eingeschlossen sind, nehmen keinen Antheil an der Fixation, sondern sind die Anlagen der Stolonen, die offenbar viel mehr mit der Ernährung der Colonie als mit der Fixation zu thun haben. Da aber beide Organe in ähnlicher Weise angelegt werden, so habe ich sie hier zusammen betrachtet.

Ausbildung des Kiemendarmapparates. Von den 3 unabhängig von einander angelegten Theilen des Kiemendarmapparates der beiden Individuen treten die der rechten Seite (Kiemensäcke und

Magensäcke) schon ziemlich früh mit einander in Verbindung; die Darmsäcke, deren complicirte Entwicklung wir oben pag. 436 ff. näher betrachtet haben, bleiben noch ziemlich lange isolirt, ehe sie mit den entsprechenden Magensäcken verwachsen. Die topographischen Verhältnisse der Theile des Kiemendarmapparates habe ich oben genau aus einander gesetzt und kann nun der Bequemlichkeit halber die Differenzirung eines jeden für sich beschreiben. Fangen wir mit den Kiemensäcken an!

Obwohl die beiden Kiemensäcke nicht gleichzeitig angelegt werden und in einer Reihe von Stadien (Taf. 19 Fig. 43—48) eine ganz verschiedene Ausbildung zeigen, so gelangen sie endlich (Taf. 20 Fig. 53) doch zu einem und demselben Zustand, und zwar dadurch, dass die Entwicklung des dorsalen zeitweilig sistirt, während in dem ventralen sich bedeutende Umwandlungen abspielen. Nach Beendigung der oben pag. 431 ff. beschriebenen complicirten Umwandlungen des ventralen Kiemendarmapparates sind die beiden Kiemensäcke geräumige, nach oben ausgebuchtete Säcke, deren obere (später ventrale) Wand die Endostylfalten trägt, deren untere (später dorsale) eine mit dem entsprechenden Magensack in Verbindung tretende Ösophagealausstülpung bildet, deren hintere in die beiden Epicardialröhren ausläuft, und deren Seitenwände den Peribranchialblasen anliegen. Von den Theilen des typischen Ascidienkiemensackes fehlen noch die Kiemenöffnungen und die Ingestionsöffnung, legen sich aber bald nach dem Abschluss der Verwandlungen des ventralen Kiemensackes an. Die nächsten Vorgänge in den Kiemensäcken bestehen in der Entwicklung der Kiemenöffnungen oder Kiemenstigmen, die als kleine helle Flecken schon von außen wahrnehmbar sind. So weit es mir möglich war, die Anordnung der Kiemenstigmen in verschiedenen Stadien zu untersuchen, kann ich behaupten, dass sie als kleine Löcher auftreten, die dann ziemlich unverändert bleiben; die Theilung der Kiemenspalten, welche verschiedene Beobachter bei den einfachen Ascidien gesehen haben, kommt bei *Diplosoma* nicht vor. Das früheste Stadium, wo ich die Öffnungen zu unterscheiden im Stande war, ist in Taf. 19 Fig. 49 abgebildet. Sie erscheinen bei den aufgehellten und in toto betrachteten Embryonen als kleine, runde, nicht scharf contourirte, helle Flecken. Die Untersuchung der Schnitte (Taf. 20 Fig. 52 C—G) zeigt, dass es eine Reihe kleiner Ausstülpungen des Kiemensackes sind, die sich den Peribranchialsäcken anlegen, mit der Wand derselben verwachsen und schließlich in die Höhle derselben durchbrechen. Dieser Vorgang ist dem bei

Pyrosoma so ähnlich, dass ich mir die detaillirte Beschreibung ersparen kann. Es sei hier nur hervorgehoben, dass die Wände der Peribranchialblasen dabei eine durchaus passive Rolle spielen.

Auf die Entwicklung der anderen Theile des Kiemensackes, nämlich des Endostyls, der pericoronalen Rinne und der Ingestionsöffnung, gehe ich nicht ein, da sie vollkommen so verläuft wie bei anderen Ascidien.

Gehen wir nun zu den Magensäcken über. Schon oben pag. 439 ff. haben wir 3 wichtige Entwicklungsvorgänge notirt: 1) die Einschnürung des Magenschlauches in seiner Mitte, wodurch die beiden Magensäcke, der für das dorsale und der für das ventrale Individuum, angedeutet werden; 2) die Verschiebung des ventralen Magensackes nach der Bauchseite des Embryos und 3) die Bildung eines ventralwärts wachsenden blinden Fortsatzes im dorsalen Sacke; ein solcher Fortsatz wird sich auch an dem ventralen Magensacke bilden, da sich beide Säcke in durchaus gleicher Weise weiter entwickeln.

Die weiteren Vorgänge in den Magensäcken knüpfen sich hauptsächlich an diese Fortsätze, die ich als pylorische Fortsätze bezeichnet habe. Wenn die Kiemenöffnungen eben erst angedeutet sind (Taf. 19 Fig. 49), ist der pylorische Fortsatz des dorsalen Sackes bedeutend gewachsen. Der Magensack stellt im Ganzen ein bogenförmiges Rohr dar, welches dorsalwärts stark erweitert und von dem ventralwärts gebogenen pylorischen Theile abgesetzt ist. Der dorsale erweiterte Theil des Magensackes kann als cardialer Magentheil bezeichnet werden; er steht mit zwei Abtheilungen des Kiemendarmapparates in Verbindung: 1) mit dem dorsalen Kiemensacke durch die früher erwähnte ösophageale Ausstülpung, 2) mit dem ventralen Magensacke durch den eingeschnürten mittleren Theil des Magenschlauches, welchen ich als Verbindungsrohr der Magensäcke bezeichnen will (Fig. 49 *Vbmg*). Der pylorische Fortsatz (*Pymd*), welcher sich zur Seite und nach unten krümmt, erreicht jetzt das Verbindungsrohr der Magensäcke, wächst darüber hin und wendet sich mit seinem blinden Ende unter ihm nach innen. Dieser Theil des bogenförmigen Magensackes ist eben zur Verbindung mit dem entsprechenden Theile des dorsalen Darmsackes bestimmt, und beide Theile des Darmcanals des dorsalen Individuums verwachsen, wie unten gezeigt wird, unter dem Verbindungsrohr der Magensäcke mit einander. Dieses topographische Verhalten des Magensackes zum Darmsacke gilt natürlich nur vom Darmcanal des dorsalen Indivi-

duums; die entsprechenden Anlagen des Darmcanals des ventralen liegen außerhalb des Verbindungsrohres der Magensäcke, und der bogenförmige Magensack dieses Individuums wendet sich direct zum entsprechenden Ende des Darmsackes, mit dem er sich verbindet.

Später (Taf. 20 Fig. 55) wächst der Magen sehr stark und wird dabei halbrund. Außer der dorsalen Erweiterung des cardialen Theiles bildet sich nun auch eine Erweiterung im pylorischen Theile, nämlich in der Nähe des hinteren Endes des Magens (Fig. 55 *Pymd*), so dass hinter ihm nur ein kleines Rohr übrig bleibt, welches zur Verbindung mit dem dorsalen Darmsack dient. Der Magen des ventralen Individuums ist nun ebenfalls vollkommen ausgebildet und dem des dorsalen ganz ähnlich. Die beiden Mägen stehen durch das Verbindungsrohr mit einander in Verbindung; dieses ist an den aufgehellten Embryonen (Fig. 55 *Vbmg*) und auch an den Querschnitten sehr deutlich zu sehen (Fig. 57 C, *Vbmg*). Es verbindet die beiden cardialen Theile beider Mägen mit einander und fängt in jedem Magen vor der ösophagealen Öffnung an. Der cardiale Theil des Magens ist an dieser Stelle etwas ausgezogen und läuft in eine kleine Spitze aus, welche sich unmittelbar in das Verbindungsrohr fortsetzt (Fig. 55 und 56 *Vbmg*). Hier sei bemerkt, dass das Verbindungsrohr, obwohl es am Schluss dieser Periode sich bedeutend verengt, doch bis zum Ausschlüpfen der Larve bestehen bleibt.

Schließlich muss ich noch eines Organs gedenken, welches mit dem Magen (in beiden Individuen) in Zusammenhang steht und daraus seinen Ursprung nimmt. Es ist dies die Magendrüse, ein bei den Ascidien beständig auftretendes Organ. Ihre Anlage tritt ziemlich gleichzeitig mit der der Kiemenöffnungen hervor (Fig. 52 C, D, E, F, *Crdr*) und ist eine kleine Ausstülpung der cardialen Wand, die sich später immer nach dem pylorischen Theil hin wendet. Histologisch ist sie der Magenwand sehr ähnlich und besteht aus cylindrischen Epithelzellen. Später wird sie zu einer Blase, wobei ihre Wandungen sich bedeutend abflachen. In Folge dessen tritt sie bei mittleren Vergrößerungen nicht scharf hervor, kann aber wegen ihrer geräumigen Höhle ziemlich leicht erkannt werden (Fig. 57 A, *Crdr*).

Endlich sei noch bemerkt, dass der Theil des Embryos, welcher den Magen einschließt, beim Wachsthum dieses Organs immer mehr nach außen hervorragt und zu einem Sack wird, der nicht nur den Magen, sondern auch andere Organe (Pericardium und Herz, einen

Theil der Epicardialröhren) enthält. Ich will diesen Theil, welchen Ganin als Bauchknospe betrachtet, als Eingeweidesack bezeichnen und dabei hervorheben, dass er dem gleichnamigen Gebilde der *Distaplia*-Larven vollkommen entspricht.

Die definitive Entwicklung der Darmsäcke besteht in der Herstellung ihrer Verbindung mit den entsprechenden Magensäcken und in der Bildung beider Analöffnungen. Wir haben die Darmsäcke in dem Zustande verlassen, wo sie jeder einen Bogen und zusammen eine 3 darstellten. Der dorsale Darmsack hat sich von dem dorsalen Kiemensack, mit dem er von Anfang an verbunden war, getrennt (Fig. 50 B, *Dsd*) und ist nun der unteren Wand der linken Peribranchialblase angewachsen (Fig. 52 C, D, *Dsd*). Die Verwachsungsstelle beider Organe ist der Punkt, wo später der After durchbricht; daraus folgt, dass das ursprüngliche dorsale Ende des linken Seitenschlauches, welches mit dem dorsalen Kiemensack verbunden war, den Hinterdarm des dorsalen Individuums darstellt, während das ventrale Ende des dorsalen Darmsackes, welches ja mit dem entsprechenden Magensack in Verbindung tritt, sich in den vorderen Theil des Darmes umwandelt. Aus den citirten Figuren (Fig. 52), sowie aus den Abbildungen der jüngeren Stadien (Fig. 43, 47 etc.) wird ersichtlich, dass die Verwachsung des Magensackes mit dem Darmsacke durch die Krümmung des letzteren vorbereitet wird, indem dadurch die beiden später verwachsenden Theile näher zu einander treten. Es scheint, dass der ventrale Magensack mit dem entsprechenden Darmsack viel früher verwächst als es die dorsalen Säcke thun: wenn die beiden ventralen bereits ein gemeinsames Rohr darstellen, sind die entsprechenden Theile des dorsalen Individuums noch getrennt. Davon kann man sich durch Untersuchung der Querschnitte überzeugen.

Fig. 52—52 F ist eine Serie solcher Schnitte von hinten nach vorn. Auf dem ersten (Fig. 52) ist nur der hinterste Theil des dorsalen Magenapparates getroffen; er zeigt das ösophageale Rohr (*Oes*), welches sich in den cardialen Theil des Magens (*Mgrd*) öffnet, und das Verbindungsrohr der Magensäcke, das der Medianebene parallel verläuft (*Vbmg*). Im folgenden Schnitte (Fig. 52 A) trifft man außer den eben erwähnten Theilen noch den pylorischen Theil des dorsalen Magensackes (*Pymd*), welcher längs getroffen ist, weil er der Theil des Magenpylorus ist, welcher sich unter das Verbindungsrohr biegt und dem Darmsack entgegen wächst. (Die hintere Wand dieser quer verlaufenden Pylorusabtheilung ist auch in Fig. 52 als *Pymd* sicht-

bar.) Außerdem kommt der cardiale Theil des ventralen Magensackes (*Mgrv*) zum Vorschein; er ist dorsalwärts etwas verlängert, und aus dem Vergleich mit dem folgenden Schnitte (Fig. 52 B) geht hervor, dass diese Verlängerung die Hinterwand des ventralen Ösophagus (Fig. 52 A, *Oesv*) ist. Der dorsale Ösophagus (*Oesd*) liegt hier im Querschnitte zwischen den beiden hinteren Theilen der Peribranchialblasen (*Pbrd l* und *r*). Diese topographischen Verhältnisse der letzterwähnten Organe bleiben auch in Fig. 52 B bestehen. Von der dorsalen Abtheilung des Verbindungsrohres der Magensäcke sieht man hier nur die Vorderwand, hingegen ist die ventrale Abtheilung, welche von dem ventralen Magensacke ausgeht (*Vbmg*), in ihrer ganzen Länge durchschnitten, der pylorische Theil des dorsalen Magensackes (*Pymd*) wiederum quer. In allen Schnitten sind die Rinnen, durch welche die beiden Individuen von einander getrennt werden, sehr deutlich. In dem folgenden Schnitte (Fig. 52 C) zeigt sich die Hinterwand des dorsalen Kiemensackes (*Ksd*), an dessen Seitenwänden die 3 Kiemenaussackungen leicht erkennbar sind. Zwischen dem cardialen und pylorischen Theile des dorsalen Magensackes liegt als kleines Bläschen der Querschnitt der Magendrüse. Beim ventralen Individuum erkennt man außer dem Magensacke und dem Ösophagus, die ganz von einander getrennt liegen (*Oesv* und *Mgrv*), noch die hintere Wand des ventralen Darmsackes (*Dsv*), welcher in Fig. 52 D längs getroffen ist (*Dsd*, *Dsv*). Die Lageverhältnisse des Kiemensackes und der beiden Peribranchialsäcke des dorsalen Individuums bleiben in diesem Schnitte so wie vorher; nur trifft man hier keinen Ösophagus, da der Schnitt nach vorn davon geführt ist. Der Kiemensack zieht sich ventralwärts in 2 kleine Spitzen aus, welche sich im folgenden Schnitte als die Anfänge der beiden Epicardialröhren des dorsalen Individuums erweisen. In der cardialen Abtheilung des Magens sieht man die Öffnung der Magendrüse (*Crdr*), welche mit ihrem freien Ende dem Pylorus anliegt. Form und Lage der beiden Darmsäcke treten hier am deutlichsten hervor; desswegen ist dieser Schnitt für die Erkenntnis dieses Theiles des Kiemendarmapparates der wichtigste. Die beiden Darmsäcke sind noch mit einander zu einer 3 verbunden. Das hintere (dorsale) Ende des dorsalen (*Dsd*) ist etwas erweitert und liegt dem linken Peribranchialsack (*Pbrdl*) dicht an. Von hier ab zieht sich der dorsale Darmsack nach unten zum ventralen und ist dabei bedeutend verengt. An der Grenze zwischen den beiden Individuen sind die Darmsäcke mit einander verbunden.

Von hier ab fängt der ventrale Darmsack an (Fig. 52 D, *Dsv*), welcher gekrümmt ist und an Länge den dorsalen übertrifft. Er wendet sich nach unten zum ventralen Magensacke und breitet sich in dieser Richtung aus. In diesem sowie in dem folgenden Schnitte (Fig. 52 E) ist das ventrale Ende dieses Darmsackes blind und liegt dem cardialen Theil resp. der Magendrüse dicht an. Untersucht man es näher, so kann man sich durch die Form des Lumens davon überzeugen, dass es aus 2 Theilen besteht: der obere ist der eigentliche ventrale Darmsack (Fig. 52 E, *Dsv*), während der ventrale, der Magendrüse anliegende sich als Magensack erweist, welcher mit dem Darmsacke bereits verbunden ist. Die Verbindungsstelle entspricht derjenigen Stelle des Schnittes (Fig. 52 E), wo das Lumen des Darmsackes durchgebrochen ist. Von der Richtigkeit dieser Vorstellung kann man sich aus dem folgenden Schnitte überzeugen, wo nur der ventrale Magensack durchschnitten ist (Fig. 52 F, *Pymv*), welcher genau dieselbe Lage zum cardialen Theile hat wie der dorsale Pylorus zur dorsalen Cardia (Fig. 52 D, *Mgrd*, *Pymd*). Auch der proximale Theil des Darmsackes ist getroffen (*Dsv*), welcher unter der äußeren Wand des ventralen Individuums verläuft und mit seinem blinden Ende der linken Peribranchialblase anliegt (Fig. 52 F*).

Aus diesen Schnitten ergiebt sich, dass die Entwicklung des Kiemenapparates beider Individuen auch in dieser Periode nicht gleichmäßig vor sich geht. Beide Individuen verhalten sich aber nun gerade umgekehrt. Denn während bei der Entwicklung der Kiemensäcke das dorsale dem ventralen bedeutend voreilte und bereits einen ziemlich weit entwickelten Kiemensack besaß, als der des ventralen erst ein einfacher Schlauch war, hat jetzt das ventrale bereits einen ganz geschlossenen Darmcanal, das dorsale hingegen erst die einzelnen Theile davon. Natürlich bleiben diese Unterschiede ebenfalls nur zeitweilig bestehen, denn später gleicht sich die Ausbildung des genannten Organs in beiden Individuen aus. Sie zeigen aber, dass keins von den beiden Individuen einen Vortheil vor dem anderen in der Schnelligkeit der Entwicklung hat, und dass die Unterschiede, welche man in gewissen Stadien zwischen ihnen antrifft, mehr von mechanischen, als von irgend welchen anderen (z. B. genetischen) Gründen bedingt sind: der Magensack verwächst mit dem Darmsacke im ventralen Individuum schneller als im dorsalen, weil beide Säcke bei jenem einander viel näher liegen als bei diesem. Durch dieselben mechanischen Ursachen kann man auch die Unterschiede

zwischen der Ausbildung der Kiemensäcke beider Individuen erklären (s. oben pag. 431 ff.).

Die Bildung des Anus fällt in die letzten Stadien der embryonalen Entwicklung und kann nur an den Querschnitten untersucht werden. Taf. 20 Fig. 57—57 C sind 4 Querschnitte aus einem zum Ausschlüpfen fertigen Embryo, wo zum ersten Mal der Anus sichtbar wird. Der Embryo ist viel weiter vorgeschritten als der, welchen wir so eben betrachtet haben; die Lage der Organe ist aber in ihm so wenig verändert, dass man sich ohne Mühe in den Querschnitten orientiren kann. In dem vordersten (Fig. 57) sind die beiden Individuen durch eine tiefe Rinne von einander getrennt. In beiden erkennt man die Querschnitte der Cardia und des Pylorus (*Mgr* und *Pym*), den Hinterdarm (*Ds*) und in dem dorsalen Individuum den After (*Anod*), mit dem der Darm in die entsprechende Cloacalhöhle mündet. Die Därme beider Individuen schauen mit ihren hinteren Enden nach den entgegengesetzten Seiten des Embryos: der des dorsalen nach links, der des ventralen nach rechts, und diese Lage ist aus den früheren Stadien verständlich. (Der After des ventralen Individuums ist in dem Schnitte nicht getroffen.) Obwohl ich die Bildung des Anus nicht unmittelbar beobachtet habe, so kann ich doch aus dem Verhältnis der Därme zu den Peribranchialsäcken beider Individuen schließen, dass er durch den Durchbruch der Wände beider erwähnten Organe an ihrer Verwachsungsstelle zu Stande kommt. Die Därme beider Individuen sind im Vergleich mit früher bedeutend erweitert.

Die eben besprochene Schnittserie lässt noch mehrere andere interessante Vorgänge am Darmcanal erkennen. An den folgenden Schnitten (Fig. 57 A, B und C) kann man ersehen, dass die Verbindung des dorsalen Magensackes mit dem entsprechenden Darmsacke bereits fertig ist. Der Schnitt Fig. 57 A, welcher von dem vorher betrachteten aus der 3. ist, hat im dorsalen Individuum den Ösophagus, den Magen und einen kleinen Theil des Darmes (*Dsd*) getroffen. Der Ösophagus ist im Anfangstheile und an der Mündung in den Magen durchschnitten. Pylorus und Cardia sind von einander durch einen großen Zwischenraum getrennt, worin die Magendrüse liegt (*Gdr*). Der Darm ist in seinem vorderen Theil durchschnitten; man sieht von ihm nur ein kleines Stück. Der Darm des ventralen Individuums ist dagegen in seiner ganzen Länge durchschnitten, so dass man seine Krümmung auf einmal übersehen kann. Der folgende Schnitt (Fig. 57 B) geht durch das Verbindungsrohr der Magensäcke. Nach links davon ist ein kleines Rohr sichtbar, welches

sich zum Pylorus zieht und in dessen Nähe aufhört: es ist die Verbindung zwischen Magen und Darmsack des dorsalen Individuums, wie man aus dem folgenden Schnitte (Fig. 57 C) sich leicht überzeugen kann. Hier nämlich ist dieser Theil des Darmes mit dem Pylorus (*Pymd*) verbunden, und die Verbindung des Magens- und des Darmsackes tritt bei * in ihrer Continuität hervor. Die beiden Theile bilden ein Rohr mit 3 Erweiterungen; die größte von diesen ist der Schnitt durch den hinteren erweiterten Theil des Pylorus, hinter dem sich dieser bedeutend verengt und unter dem Verbindungsrohr der Magensäcke nach innen krümmt. (Zur Orientirung im Schnitte vgl. Fig. 55.) Dieses gekrümmte Rohr ist auf dem Schnitte durch seine mittlere Erweiterung dargestellt, welche sich nach innen etwas verengt und mit dem Darme (*Dsd*) verbindet, welcher nur in seinem Anfang durchschnitten ist.

Mit der Bildung der beiden After und dem Verwachsen des dorsalen Magen- und Darmsackes ist der Kiemendarmapparat beider Individuen fertig. Kiemensack und Darmcanal sind in beiden vollkommen gleich entwickelt. Von den 3 Verbindungsrohren zwischen den Theilen des ursprünglich einfachen und erst später doppelt gewordenen Darmcanals, also zwischen den Kiemensäcken, Darmsäcken und Magensäcken, bleibt nur das letzte lange Zeit bestehen und kann selbst in den ausgeschlüpften Larven sehr leicht nachgewiesen werden. Die beiden ersten schwinden ziemlich früh. Am ehesten verliert das Verbindungsrohr der Kiemensäcke sein Lumen und wird zu einem soliden, später in seine Elemente zerfallenden Strang. Das Rohr zwischen den Darmsäcken ist von Anfang an so kurz, dass es eher eine kurze Einschnürung des mittleren Theiles des Darmschlauches darstellt. Es verliert seine Bedeutung, sobald der Darm des ventralen Individuums sich ausgebildet hat. Wann es verschwindet, kann ich nicht genau angeben. Was endlich das Verbindungsrohr der Magensäcke betrifft, so büßt es am Ende der embryonalen Entwicklung sein Lumen ein und ist dann mehr ein Strang als ein Rohr, obliterirt aber erst nach dem Ausschlüpfen der Larve.

Schließlich muss ich noch eines Theils des Darmcanals gedenken, der eine ganz provisorische Rolle spielt und ein problematischer Anhang des Kiemendarmapparates ist. Es ist das Rohr, welches sich vom Magenschlauch früh abzweigt und in die primäre Leibeshöhle mündet (Taf. 18 und 19 Fig. 32, 39, 41, 48 *x*). Es lässt sich bis zu den Stadien unterscheiden, wo die beiden Magensäcke sich zu differenziren

beginnen (Taf. 19 Fig. 48). Alsdann wird es eng, verliert sein Lumen und verwandelt sich in einen Strang, welcher an den meisten Präparaten, wahrscheinlich in Folge des eintretenden Zerfalls, nicht mehr entdeckt werden kann. Einzelne Male habe ich ihn aber selbst bei den ausgebildeten Embryonen gesehen.

Aus dem Kiemensack der Embryonen von *Diplosoma* gehen 2 Rohre hervor, welche ich als Homologa der Epicardialröhren (van Beneden & Julin) betrachte und mit demselben Namen bezeichne. Die Anlage der Epicardialröhren zeigt sich (s. oben pag. 434) schon ziemlich früh als ein Paar kleine Ausstülpungen der Rückenwand des dorsalen Kiemensackes. Im ventralen Kiemensacke treten die beiden Epicardialröhren nicht gleichzeitig auf, sind nicht gleichartig angelegt und erscheinen auch etwas später als bei dem dorsalen Individuum. Zur Zeit der Bildung der Kiemenöffnungen sind sie aber in beiden Individuen gleichmäßig entwickelt, und da sie im ventralen oberflächlich liegen, während sie im dorsalen von anderen Organen bedeckt sind, so treten jene an den total betrachteten Embryonen viel deutlicher als diese hervor (Fig. 54 *Epcrv*). Immerhin zeigen Querschnitte noch einige Einzelheiten, die an den ganzen Embryonen nicht nachweisbar sind. Die uns schon so genau bekannte Serie Fig. 52—52 G erläutert uns auch den Bau der Epicardialröhren. Sie treten nämlich in den 3 hintersten Schnitten (Fig. 52 E, F und G) als 2 krumme, hohle Fortsätze des Kiemensackes (*Epcr*) hervor, die durch weite Öffnungen mit dem letzteren in Verbindung stehen. Sie begeben sich nach dem Eingeweidesack desselben Individuums und sind daher im dorsalen rechts, im ventralen links gekrümmt (Fig. 52 E und G, *Epcrd*, *Epcrv*). Bei ihrem Wachsthum richten sie sich nicht einander parallel, sondern bilden zusammen einen Ring. Ihre blinden Hinterenden liegen nicht in derselben Ebene, und daher können beide Röhren nicht auf dem nämlichen Schnitte angetroffen werden. Auf dem hinteren Schnitte (Fig. 52 G) ist die linke durchschnitten, auf dem vorderen (F) hingegen die rechte. Diese ist sowohl bei dem dorsalen, wie bei dem ventralen Individuum an ihrem Ende geknickt. Beide Röhren richten sich mit ihren blinden Enden zum Magen hin und stützen sich auf den bogenförmigen Theil desselben (Fig. 52 E). In dieser Region liegt gerade das Pericardium, und ich habe daher den Beziehungen beider Theile zu einander besondere Aufmerksamkeit geschenkt, bin aber dabei zu dem Schluss gekommen, dass sie sich nur berühren, ohne in irgend einen näheren Zusammenhang zu treten.

Später sind die Epicardialröhren sehr wenig verändert (Fig. 60, 60 A, 61 *Epcr*). Ihre Lage bleibt dieselbe, nur muss man eine starke Abflachung ihrer Wände notiren.

Peribranchialsäcke und Cloake. Die beiden Peribranchialsäcke erscheinen in der obigen Periode als kleine, dickwandige, ovale Blasen, die mit ihrer inneren Wand dem Kiemensack dicht anliegen. Die nächsten Vorgänge in ihnen äußern sich hauptsächlich im Wachsthum, wobei ihre Wände sich bedeutend abplatten (Taf. 20 Fig. 54). Demnach scheint es, dass ihr Wachsthum nicht auf Zellvermehrung, sondern auf Zelldehnung beruht. Wenn sich die Kiemen bilden, sind die beiden Säcke noch von einander entfernt (Fig. 52 A—F, *Pbr*). Erst am Ende der embryonalen Entwicklung wachsen sie nach der Rückenseite des Kiementheiles jedes Individuums hin und treffen dort zusammen. Durch ihre spätere Verwachsung, wobei ihre Höhlen zusammenfließen, kommt endlich auf der Rückenseite jedes Individuums die Cloake zu Stande, die alsdann durch die Cloakenöffnung nach außen durchbricht. Es ist mir nicht gelungen, eine vollständige Reihe der hierher gehörigen Stadien zu untersuchen; ich habe nur ziemlich späte Stadien gehabt, die aber die Bildung der Cloacalhöhle sehr deutlich erkennen lassen. Außerdem habe ich mehrere Details in der Bildung dieses Organs an einem viel besseren Object, nämlich an den Embryonen von *Didemnum cereum*, näher untersucht. Taf. 20 Fig. 57, 57 A und Fig. 60 A und 60 B sind Schnitte aus 2 einander ziemlich nahen Stadien, wo die Cloacalhöhle schon fertig und die Cloacalöffnung in der Bildung begriffen ist. In Fig. 60 A und 60 B sind 2 benachbarte Schnitte aus einem beinahe reifen Embryo abgebildet; der Schnitt Fig. 60 B geht durch den Rückentheil der Kiemensäcke und durch die ihm anliegenden Peribranchialsäcke. Diese liegen im Schnitte noch ziemlich von einander entfernt. In dem nächsten Schnitte, welchen ich hier nicht abgebildet habe, sind die beiden Säcke schon viel näher, aber noch nicht mit einander verwachsen. Dies ist erst in Fig. 60 A der Fall, wo an Stelle der beiden Säcke eine einzige Höhle liegt, die sich aber in 2 seitliche Zipfel auszieht, welche auf die Entstehung dieses Raumes (der Cloake) aus 2 symmetrischen Anlagen hinweisen.

Die Cloake ist jetzt noch nach außen geschlossen; ihre Öffnung ist zwar angelegt, steht aber noch nicht mit der Cloake in Verbindung. Sie erscheint nämlich genau vor der Mitte der Cloake als eine Einstülpung des Ektoderms (Fig. 57 *Clo*), deren Boden die Wand der Cloake berührt und damit verwächst. An der Verwachsungs-

stelle bricht dann die Öffnung durch, und so mündet die Cloake nach außen.

Kurz gefasst, der Peribranchialraum stellt mit der Cloake ausschließlich ein Product des Ektoderms dar, welches sich durch zweierlei Einstülpungen bildet. Die jüngsten von diesen sind die paaren Anlagen der Peribranchialsäcke, die ältere ist die mediane, unpaare Cloacaleinstülpung, die sich mit dem Derivat von jenen, nämlich der Cloake, verbindet. Die Cloacalöffnung steht demnach zu den peribranchialen Einstülpungen in keiner Beziehung und muss als eine Neubildung betrachtet werden, die sich zur Cloake eben so verhält wie die Ingestionsöffnung zum Kiemensacke.

Definitive Entwicklung des Nervensystems. Sie geht in beiden Individuen nicht gleichzeitig vor sich, jedoch haben beide am Ende der Embryonalperiode ein ziemlich gleich gebautes Gehirnganglion, und wenn auch in der Ausbildung des centralen Nervensystems solche Unterschiede bestehen, so beziehen sie sich hauptsächlich auf das Vorkommen einiger provisorischer Organe (wie der Sinnesblase) und des Rumpfmarkes beim dorsalen Individuum, welche dem ventralen fehlen. Diese Unterschiede finden ihre Erklärung in dem Entwicklungsgang des Nervensystems und in der Thatsache, dass die primäre Anlage desselben, also das Nervenrohr und seine vordere Erweiterung, die Gehirnblase, im dorsalen Individuum bleiben, während das Nervensystem des ventralen Individuums aus einer besonderen Anlage, dem lateralen Nervenrohr, seinen Ursprung nimmt. Da letzteres aber nur den primären Trichter und das definitive Gehirnganglion producirt, so ist es verständlich, dass bei dem ventralen Individuum keine Sinnesblase und kein Rumpf- und Rückenmark überhaupt angelegt werden. Demnach ist bei ihm die Entwicklung des Nervensystems viel einfacher als beim dorsalen, obwohl der Theil, welcher beiden Individuen gemein ist, nämlich der primäre Trichter, in beiden vollkommen gleiche Umwandlungen erleidet. Diese Unterschiede in der Anlage des Nervensystems beider Individuen veranlassen uns dazu, die Entwicklung derselben gesondert zu betrachten. Fangen wir mit dem Nervensystem des dorsalen Individuums an!

Der Bau des Nervensystems des dorsalen Individuums im Stadium der Bildung der Kiemenöffnungen lässt sich durch Taf. 20 Fig. 53 A erläutern. Diese stellt einen Theil der Fig. 53 bei stärkerer Vergrößerung dar. Man sieht die Ingestionsöffnung (*Igs*) und die ihr anliegenden Abtheilungen des centralen Nervensystems, nämlich den

Trichter (*Tr*), die Sinnesblase (*Sb*) und das Rumpfmark (*Rfm*). Letzteres, welches hinter dem Kiemensacke im Rumpfe liegt, ist ein dicker solider Strang; er zieht sich von vorn nach hinten und geht schließlich in das Rückenmark über. Die Hauptmasse des Rückenmarks, sein ganzer centraler Theil, besteht aus einer compacten, feinfibrillären Substanz; an der Peripherie liegt eine Schicht Ganglienzellen, die sich ganz gut färben lassen und in den Schnitten sehr deutlich hervortreten. Sie sind entweder birnförmig oder verästelt. Die früher so deutliche Gehirnanschwellung habe ich in diesen und auch späteren Schnitten nicht entdecken können; offenbar fließt sie mit dem Rumpfmark vollständig zusammen.

Das Rumpfmark schnürt sich nach vorn halsförmig ein (Fig. 53 A) und tritt so mit den beiden vorderen Organen, dem primären Trichter (*Tr*) und der Sinnesblase (*Sb*), in Verbindung. Diese beiden Organe, die von einem und demselben Punkte des Halses des Rumpfmarkes ausgehen, stehen gegen einander unter einem spitzen Winkel. Der Trichter liegt links von der Mediane, die Sinnesblase rechts. Jener ist spindelförmig geworden; sein mittlerer Theil ist etwas ausgebuchtet; nach vorn ist er zugespitzt und mit der vorderen Wand des Kiemensackes verwachsen, ohne aber in die Kiemenhöhle durchzubrechen. Die Sinnesblase hat bereits früher einen ziemlich hohen Entwicklungsgrad erreicht, so dass jetzt nur das Wachsthum der früher angelegten Theile zu constatiren ist. — Von den neu gebildeten Organen mag die Linse genannt werden, die sich ziemlich spät ausbildet und nun näher betrachtet werden soll.

Bei der Besprechung der früheren Stadien habe ich hervorgehoben, dass sich in der oberen Wand der Sinnesblase 3 Zellen ziemlich früh differenziren, welche wir als Linsenzellen bezeichnet haben. Sie zeichnen sich durch ihre bedeutende Länge, ihr helles Protoplasma und die Lage ihrer Kerne in ihren unteren Enden vor den übrigen Zellen der Sinnesblasenwand aus (Taf. 19 Fig. 40). In Bau und Lage erinnern sie lebhaft an die entsprechenden Zellen der Embryonen von *Distaplia*; diese Ähnlichkeit bezieht sich aber nur auf die jüngeren Stadien, denn ihre Verwandlung und die Bildung der Linse geht bei den erwähnten Species auf verschiedene Art vor sich. Während nämlich bei *Distaplia* alle 3 Linsenzellen bei der Bildung der Linse concurriren, ist bei *Diplosoma* nur eine einzige thätig, während die beiden anderen eine ganz provisorische Rolle spielen. Fig. 52 H zeigt einen Querschnitt durch die Sinnesblase des in Fig. 54 abgebildeten Embryos. Der Schnitt ist der

medianen Fläche der Sinnesblase parallel, so dass man ihre Elemente alle auf einmal übersehen kann. In der oberen Wand der Sinnesblase unterscheidet man zweierlei Zellen: rechts die Retinazellen (*Rt*), die nach unten in die Chorioideafalte (*Chf*) übergehen; links die 3 Linsenzellen, die man sehr leicht an der Beschaffenheit ihres Plasmas erkennt. Die 2 linken Linsenzellen liegen ganz außen, sind beinahe kugelförmig geworden und zeichnen sich besonders dadurch aus, dass ihr feinkörniges Plasma nach der Peripherie gedrängt ist, während ihr größter Theil von einer hellen Substanz eingenommen wird. Obwohl letztere ebenfalls kugelig ist und für die Linse gehalten werden könnte, so hat sie doch mit der echten Linse nichts zu thun; vielleicht könnte sie physiologisch ebenfalls als ein lichtbrechendes Medium functioniren, morphologisch aber ist sie von der echten Linse ganz verschieden. Die echte Linse bildet sich nur in einer von den 3 primären Linsenzellen, welche nach innen wandert, von den Retinazellen bedeckt wird und durch ihre viel unbedeutendere Größe sich von den übrigen Zellen unterscheidet, die ich als Linsenzellen nur wegen ihrer Homologie mit denen von *Distaplia*[1] bezeichnet habe. Die echte Linsenzelle (*L*) hat ebenfalls eine glashelle Substanz und ein feinkörniges Plasma, außerdem aber ein kleines kugelrundes Körperchen, das wegen seiner starken Lichtbrechung ins Auge fällt: es ist die Linse. In Folge ihrer Bildung im Inneren einer einzigen von den 3 Linsenzellen ist sie verhältnismäßig viel kleiner, als bei *Distaplia*, wo sich an ihrer Bildung 3 Linsenzellen betheiligen. Nach ihrer Bildung muss sie bei *Diplosoma* als eine Ausscheidung des Plasmas der Linsenzelle betrachtet werden.

Was den Rest der Sinnesblase betrifft, so ist er im Vergleich mit den früheren Stadien sehr wenig verändert. Wir können daher auf die Beschreibung verzichten und gehen zum primären Trichter über.

Obwohl dieser Theil des primären Nervenrohres dem Organ anderer Ascidien vollkommen entspricht, so weicht er in seinen weiteren Umwandlungen doch bedeutend davon ab. Er verwandelt sich nämlich bei *Distaplia* in den definitiven Trichter; desswegen habe ich ihn nicht primären Trichter, sondern einfach Trichter genannt. Bei *Diplosoma* hingegen ist er nicht nur die Anlage des

[1] Vgl. meine Morphologischen Studien etc. (s. oben pag. 412 Anm. 1) pag. 63.

definitiven Trichters, sondern auch des Gehirnganglions, und darum habe ich ihn auch als primären Trichter bezeichnet.

Das Gehirnganglion bildet sich aus dem primären Trichter erst sehr spät. Seine Anlage ist eine Anschwellung der Hinterwände des primären Trichters, wobei dieser im Längsschnitte birnförmig wird (Taf. 20 Fig. 65 $G + Tr'$), während sein Vorderstück cylindrisch bleibt und später in die Kiemenhöhle durchbricht. Dieses Stück belege ich mit dem Namen »definitiver Trichter«. Die eben angedeutete Anlage des Gehirnganglions, die eine geräumige Höhle enthält, buchtet sich immer weiter aus und trennt sich äußerlich durch zwei seitliche Rinnen vom definitiven Trichter ab. Seine Wände sind durch Zellvermehrung dicker geworden, dabei wird sein Lumen bedeutend verengt (Fig. 59 G, Tr'), bis es endlich vollkommen schwindet (Fig. 58 G, Tr'). Dann sitzt das Gehirnganglion als solider Knoten auf dem definitiven Trichter. (Fig. 58, ein Längsschnitt durch das dorsale Individuum, zeigt die Verhältnisse des Ganglions zum Trichter vollkommen deutlich.)

Die Verbindung des Ganglions mit den übrigen Theilen des centralen Nervensystems ist schon aus den Beziehungen seiner Anlage zum primären Trichter ersichtlich: indem dieser mit dem Rumpfmark durch seinen Hals in Verbindung steht, bleibt diese Verbindung auch für das Gehirnganglion bestehen.

Was den definitiven Trichter anlangt, so bleibt er bis zu den späten Stadien mit der Kiemenwand verwachsen. Endlich, kurz vor dem Schluss der Embryonalentwicklung, bricht er aber in die Kiemenhöhle durch und nimmt die Form eines nach vorn erweiterten Trichters an (Fig. 58 Tr').

Das Nervensystem des ventralen Individuums ist ein Product des aus dem Rückenmarkrohr sehr früh entstandenen lateralen Nervenrohres, dessen Entwicklung wir bis dahin verfolgt haben, wo es mit dem freien blinden Ende den Kiemensack erreicht und sich daselbst keulenförmig verdickt hat (Taf. 19 Fig. 40 C—F, *Lnr*). Der Embryo aus diesem Stadium ist in Fig. 39 abgebildet und, wie man sieht, noch nicht weit in seiner Entwicklung vorgeschritten. In seinem Kiemenschlauche hat die Einschnürung erst angefangen, und die Saugnäpfe treten bei ihm als kleine, halbkugelige Auftreibungen auf. Die beiden Anlagen der Kiemensäcke liegen äquatorial; diese Richtung nimmt auch das laterale Nervenrohr an.

Die weiteren Umwandlungen des lateralen Nervenrohres, speciell seines freien Endes, welches das Hauptinteresse darbietet,

sind mit der Änderung in der Lage des ventralen Kiemensackes verbunden. Wir haben oben pag. 431 ff. gezeigt, dass letzterer während seiner Entwicklung sich um seine Achse dreht. Das freie Ende, welches mit dem ventralen Kiemensack in derselben Weise fest verbunden ist, wie der primäre Trichter mit dem dorsalen, folgt diesen Umdrehungen des Kiemensackes. Es wächst bedeutend in die Länge, vertauscht, indem sich der ventrale Kiemensack nach vorn ausdehnt, ebenfalls seine ursprüngliche äquatoriale Lage mit einer meridionalen und liegt nun parallel der Längsachse des Kiemensackes (Taf. 19 Fig. 49). Von dieser Zeit ab ist es ziemlich schwer, das laterale Nervenrohr in seiner Länge in den ganzen Embryonen zu verfolgen, da sein hinterer und mittlerer Theil zwischen dem Kiemen- und Magenschlauch verborgen sind. Dabei verliert der mittlere Theil sein Lumen und erscheint als dünner Zellstrang, welcher sich nur unter besonders günstigen Umständen von den benachbarten Organen unterscheiden lässt. (Ein gelungenes Präparat ist in Fig. 49 dargestellt.)

Der keulenförmig verdickte Endtheil des lateralen Nervenrohres, welcher dem ventralen Kiemensack von der Rückenseite dicht anliegt, ist nun die Anlage des Gehirnganglions und des definitiven Trichters des ventralen Individuums. Er kann desswegen als Homologon des primären Trichters des dorsalen Individuums betrachtet werden und mag ventraler Primärtrichter heißen.

Während der Bildung der Kiemenöffnung, welche mit dem Schluss der Umdrehung des ventralen Kiemensackes zusammenfällt, nimmt der ventrale Primärtrichter eine axiale Stellung an. Er ist keulenförmig (Taf. 20 Fig. 53 *Trv*) und setzt sich hinten in den mittleren fadenförmigen Theil des Nervenrohres fort. Dieser kann nur eine kurze Strecke verfolgt werden, und da ich ihn weder in den totalen Präparaten noch in den Querschnitten nachweisen konnte, so glaube ich, dass jetzt die Verbindung des ventralen Primärtrichters mit der Ursprungsstelle des lateralen Nervenrohres bereits unterbrochen ist. Der Rest des mittleren Theiles des lateralen Nervenrohres bleibt jedenfalls in dem fadenförmigen hinteren Fortsatze des ventralen Primärtrichters, welchen wir oben erwähnt haben (Fig. 53 *Trv*).

Die weiteren Vorgänge im ventralen Primärtrichter, nämlich die Bildung des Ganglions und des definitiven Trichters daraus, spielen sich genau wie beim dorsalen Individuum ab und brauchen hier nur kurz berührt zu werden. Sie bestehen in der Verdickung der Rückenwand des Primärtrichters, welche die Anlage des Ganglions darstellt;

der übrig bleibende vordere Theil verwandelt sich in den definitiven Trichter, welcher am Schluss der Embryonalentwicklung in die Kiemenhöhle durchbricht (Taf. 20 Fig. 56 A).

Pericardium und Herz. Die Anlage des Pericardiums, welche im Stadium Fig. 48 als kleines Bläschen (Taf. 19 Fig. 51 *Ped*) unter dem pylorischen Fortsatz des Magensackes auftritt, hat ein sehr enges Lumen und ziemlich dicke Wände. In den nächsten Stadien wächst das Bläschen bedeutend, zieht sich in die Länge und wird oval. Gleichzeitig sind seine Wände viel dünner geworden und sehen schließlich wie ein Endothel aus (Fig. 60 *Ped*).

Die Entwicklung des Herzens kann hier kurz besprochen werden, da sie sich gar nicht von der schon öfter bei den Tunicaten beschriebenen Art unterscheidet. Es kommt erst spät zum Vorschein und legt sich durch Einstülpung der äußeren, dem Magen zugekehrten Wand des Pericardiums an (Taf. 20 Fig. 61 *Ped*, *Hz*). Die Wände derselben sind etwas dicker als die des Pericardiums; die Herzhöhle mündet in die primäre Leibeshöhle. Bei dem zum Ausschlüpfen reifen Embryo sind Pericardium und Herz bedeutend gewachsen und bestehen aus abgeplatteten endothelartigen Zellen.

Bildung der Knospen. Die beiden Individuen der Zwillingslarve von *Diplosoma* fangen schon vor dem Ausschlüpfen der Larve an, sich ungeschlechtlich zu vermehren. Jedes von ihnen bildet nämlich eine Knospe, die bis zum Ausschlüpfen der Larve rudimentär bleibt und erst nach dem Festsetzen sich weiter entwickelt. Die beiden Knospen (Taf. 20 Fig. 56 *Kn*) sind sehr einfach, nämlich nichts Anderes als Ausstülpungen der Wand des Ösophagus, welche sich in 2 ungleich große blinde Säcke erweitert. Keine anderen Organe des künftigen Ascidienleibes sind in diesen Knospen vorhanden. Ich habe die Entwicklung der so einfach angelegten Knospen einstweilen nicht speciell studirt, kann aber nach dem, was ich beim Überblick über die Präparate wahrgenommen habe, behaupten, dass die beiden erwähnten Aussackungen die Anlagen des ganzen Kiemendarmapparates sind. Aus der einen davon bilden sich Kiemensack und Ösophagus, aus der anderen Magen und Darm.

Meine Ergebnisse in Bezug auf die Knospenanlage stimmen nicht vollkommen mit denen der anderen, freilich wenigen Beobachter überein. Pizon[1], welcher die Knospung bei *Astellium spongiforme*

[1] A. Pizon, Sur la blastogénèse chez la larve d'*Astellium spongiforme*, in: Compt. Rend. Tome 112 1891 pag. 166—168.

Giard (das er für *Diplosoma Rayneri* = *Dipl. Listeri* hält) studirte, giebt an, 1) dass sich die Knospe nur an dem dorsalen Individuum (oozoïde der französischen Autoren) bildet und 2) dass sie sich als Divertikel der peribranchialen Membran anlegt. Ich kann weder die eine noch die andere von diesen Behauptungen bestätigen. Die Knospen werden in beiden Individuen gleichzeitig angelegt. In Bezug auf ihre Entstehung gehören sie unzweifelhaft wie die der Didemniden zum Typus der ösophagealen Knospen.

4. Einige Bemerkungen über die Metamorphose von Diplosoma Listeri.

Zum Schluss der Beschreibung der embryonalen Vorgänge will ich hier noch einige Beobachtungen über die Metamorphose von *Diplosoma* mittheilen. Sie beziehen sich nur auf einige Erscheinungen derselben, und zwar hauptsächlich auf die Entwicklung der gemeinschaftlichen Cloake und deren Öffnung, die sich in den ersten Tagen der Metamorphose abspielt.

Die Larve setzt sich am 1. Tage des freien Lebens fest, und zwar nach dem Typus, welcher bereits bei mehreren Ascidien, hauptsächlich den einfachen und socialen, beschrieben worden ist. Sie heftet sich nämlich mit ihren Saugnäpfen der Unterlage an und beginnt die inneren Theile ihres Schwanzes, die Muskelhülle und die Chorda, in die Leibeshöhle einzuziehen. Die Schwanzmuskeln mit der Chorda dazwischen ziehen sich zusammen und nehmen die bekannte Gestalt wie Korkzieher an. Durch diese Contractionsbewegungen geht der Schwanz allmählich in die Leibeshöhle der Larve über und zieht die epidermoidale Hülle mit sich hinein, so dass die Cellulosehülle leer am Hinterende der Larve angeheftet ist und endlich ganz schwindet. Die Einzelheiten dieses Vorganges werde ich bei der Betrachtung der Metamorphose von *Didemnum cereum*, wo ich sie genauer zu studiren Gelegenheit hatte, näher beschreiben. Die Degeneration der eingezogenen Schwanzorgane habe ich anderswo[1] genau beschrieben und kann auf diesen Aufsatz verweisen. Den Untergang anderer provisorischer Organe, namentlich der Sinnesblase, will ich ebenfalls bei der Betrachtung der Entwicklung von *D. cereum* näher beschreiben.

[1] Morphologische Studien etc. 2. Theil in: Morph. Jahrb. 20. Bd. 1893 pag. 449 ff. (pag. 506).

Hier begnüge ich mich mit der Beschreibung der Bildung der gemeinschaftlichen Cloake. Einige Tage nach dem Festsetzen hat die junge, nur aus 2 Individuen bestehende Colonie von *Diplosoma Listeri* eine ausgebildete Cloake mit äußerer Öffnung (Taf. 20 Fig. 63). Die junge Colonie ist dann kuchenförmig, durch ihren breiten basalen Theil an der Unterlage fixirt und hebt sich kuppelförmig hervor. Auf der Spitze der Oberfläche bemerkt man eine große rundliche Öffnung (*Clof*), die in eine geräumige, ziemlich unregelmäßige Höhle des Mantels führt. Diese ist nichts Anderes als die gemeinschaftliche Cloake, in welcher nun die beiden Individuen eingeschlossen sind. Die Untersuchung solcher in toto betrachteter junger Colonien führt also zu dem Schluss, dass die gemeinschaftliche Cloake sich im Cellulosemantel bildet und ausschließlich das Product desselben ist. Die Untersuchung von Schnitten aus verschiedenen Stadien der Metamorphose dient nur zur Bestätigung der eben ausgesprochenen Behauptung. Sie zeigt nämlich, dass von den beiden oben erwähnten Theilen des cloacalen Apparates die Höhle am frühesten angelegt ist, und dass erst, nachdem sie bereits ziemlich weit entwickelt ist, die Öffnung zum Vorschein kommt. Fig. 62 stellt einen Längsschnitt durch eine junge diontische Colonie noch ohne Cloacalöffnung dar. Die Celluloschülle ist ziemlich stark und zeichnet sich durch die oben pag. 442 beschriebene wabenförmige Structur aus. In der Substanz des Cellulosemantels bemerkt man überall unregelmäßige Lacunen, von denen einige bereits große Höhlen repräsentiren, während die anderen noch ziemlich klein sind (*Cll*). Die geräumigste von diesen Höhlen liegt unter der äußeren Oberfläche des Cellulosemantels gerade da, wo später die Cloacalöffnung auftritt, und ist offenbar durch das Zusammenfließen mehrerer kleiner Höhlen entstanden. Sie liegt ziemlich oberflächlich, so dass die Celluloseschicht über ihr nur als dünne Lamelle erscheint. Diese große Höhle ist eben die, welche später nach außen durch die Cloacalöffnung durchbricht. Obwohl die Cloacalhöhle als zerstreute kleine Lacunen auftritt, so kann man doch schon bemerken, dass die größeren von ihnen den Cellulosemantel in 2 Lamellen, eine basale und eine äußere, scheiden. Außerdem ist zu bemerken, dass um die beiden Individuen eine dünne Schicht von Cellulosesubstanz bleibt, welche eine eigene Hülle der Individuen darstellt.

Die eben hervorgehobenen Vorgänge im Cellulosemantel führen später zu der vollständigen Ausbildung der gemeinschaftlichen Cloake. Taf. 20 Fig. 64 ist ein Längsschnitt genau durch die

Cloacalöffnung der in Fig. 63 abgebildeten jungen Colonie. Die Öffnung ist sehr weit, ragt wie ein Schornstein hervor und führt in eine geräumige Höhle, welche bereits den ganzen Cellulosemantel durchsetzt; die Entstehung der letzteren aus den eben beschriebenen Lacunen kann keinem Zweifel unterliegen. In Folge der Ausbildung dieser Höhle spaltet sich die Cellulose in 2 dünne Lamellen, die wir bereits oben erwähnt haben. Die beiden in der gemeinschaftlichen Höhle eingeschlossenen Individuen sind an den Lamellen durch die Überreste der ursprünglich compacten Cellulose befestigt, speciell an der basalen durch einen fadenförmigen Funiculus aus Cellulose. Verfolgt man diesen Funiculus etwas genauer, so kann man sehr leicht seinen Zusammenhang mit den partiellen Cellulosehüllen beider Individuen nachweisen. Diese setzen sich nämlich nach hinten fort, ziehen sich aus und stellen so den Funiculus dar. Vergleicht man dieses Verhalten der beiden Individuen der jungen Colonie zu ihrer gemeinschaftlichen Cellulosehülle mit dem, was wir von der älteren Colonie oben pag. 376 beschrieben haben, so findet man leicht, dass in der Colonie von nur 2 Individuen bereits dieselbe Fixation ausgebildet ist, wie bei den ausgebildeten Colonien; und diese ist durch die Spaltung der zuerst soliden Cellulose entstanden.

Erklärung der Abbildungen

auf den Tafeln 17—20.

Alle beziehen sich auf die Entwicklung von *Diplosoma Listeri*. Die gleichen Buchstaben mit dem Zusatz *d* oder *v* bezeichnen die gleichen Organe des dorsalen, resp. ventralen Individuums; der Zusatz *r* oder *l* bedeutet rechtes resp. linkes von den Organen eines und desselben Individuums. Die Vergrößerung beträgt, wo nicht anders angegeben, stets 145 mal.

A, a vorn
Abs Augenblase (Sinnesblase)
Ano Analöffnung
Apl Sinnesplatte
B, Bp Blastopor
Cel Cellulosemantel
Ch Chorda
Chf Chorioidealfalte
Chh Chordahöhle
Cind Cellulosehülle der Individuen
Ckh gemeinschaftliche Cloacalhöhle
Clk Cellulosclacune
Clm obere, *Cln* untere Cellulosclamelle
Clo Cloacale Öffnung
Clof Öffnung der gemeinschaftlichen Cloacalhöhle
Cr Cornea
Crdr Magendrüse
Cz Zellen des Cellulosemantels
D, d dorsal
Dh primäre Darmhöhle

Dms Seitenschlauch der primären Darmhöhle
Dp Darmplatte
Ds Darmsack
Dz Dachzelle
Ec Ektoderm
Ei Ei
En Entoderm
Ens Endostyl
Epcr Epicardialrohr
F, Fol Follikel
Fn Funiculus
G definitives Gehirnganglion
Gb Gehirnblase
Gg provisorisches Gehirnganglion
Hz Herz
Igs Ingestionsöffnung
K Kieme
Kb Keimbläschen
Kc Kalymmocyte
Kcp Kalymmocytenpfropf
Kf Kiemenspalte oder Keimfleck
Kh Kiemenhöhle
Kn Knospe
Ks Kiemensack
Ksp Kernspindel
L echte Linsenzelle
Lnr laterales Nervenrohr
Lz Linsenzelle
Mg Magen
Mgr cardialer Theil des Magens
Mgs Magenschlauch
Ms Mesoderm
Msk Muskeln des Schwanzes
Msn Mesenchym
Nl lateraler Nerv
Np Nervenplatte oder Neuroporus
Nr Nervenrohr
Nri Nervenrinne
Oes Ösophagus
Oln obere Lippe des Nervenrohres
p hinten
Pbr Peribranchialblase
Pcd Pericardium
Pyen prägastrales Entoderm
Plt pelottenförmiges Organ
Pym Pylorus des Magens
R Rectum
Rfm Rumpfmark
Rm Rückenmark
Rt Retina
Rz Rumpftheil des Cellulosemantels
Sb Sinnesblase, *Sbh* ihre Höhle
Sn saugnapfförmiges Organ
Sw Schwanz
Sz Schwanztheil des Cellulosemantels
Tr primärer Trichter
Tr' definitiver Trichter
v ventral
Vb Verbindung zwischen den Kiemen und dem Darmsack
Vbdm Verbindung zwischen den beiden Darmsäcken
Vbmg Verbindung zwischen den Magensäcken
x hinterer hohler Fortsatz des Magenschlauches.

Taf. 17.

Fig. 1. Querschnitt durch ein geschlechtsreifes Individuum.
Fig. 2. Querschnitt durch ein geschlechtsreifes Individuum mit zwei verschieden weit entwickelten Eiern.
Fig. 3. Zweitheilung des Eies.
Fig. 4. Viertheilung des Eies.
Fig. 5, 5 A. Achttheilung des Eies im Profil (Fig. 5) und von oben (5 A).
Fig. 6, 6 A. Stadium der 10 Blastomeren von der ventralen (Fig. 6) und der dorsalen (Fig. 6 A) Seite.
Fig. 7, 7 A und B. Ventrale (Fig. 7), dorsale (Fig. 7 A) und seitliche (Fig. 7 B) Ansicht des Stadiums von 14 Blastomeren.
Fig. 8. Ektodermscheibe eines etwas weiter entwickelten Eies als das in Fig. 7 abgebildete.

Fig. 9, 9 A. Ventrale (Fig. 9) und dorsale (Fig. 9 A) Ansicht des Eies im Stadium von 18 Blastomeren.
Fig. 10, 10 A. Ventrale (Fig. 10) und dorsale (Fig. 10 A) Ansicht des Eies im Stadium von 24 Blastomeren.
Fig. 11, 11 A. Ventrale (Fig. 11) und dorsale (Fig. 11 A) Ansicht des Eies im Stadium von 28 Blastomeren.
Fig. 12. Profilansicht des Eies im Stadium zwischen 28—44 Blastomeren.
Fig. 12 A. Wirklicher Schnitt durch ein etwas jüngeres Ei als das in Fig. 12 abgebildete.
Fig. 13, 13 A. Ventrale (Fig. 13) und dorsale (Fig. 13 A) Ansicht des Eies im Stadium von 44 Blastomeren.
Fig. 14. Das Ei im Beginn der Quertheilung der Blastomeren.
Fig. 15. Querschnitt durch die Gastrula.
Fig. 16. Gastrula von der Rückenseite.
Fig. 17. Gastrula im optischen Frontalschnitte, um die Vertheilung der Mesodermzellen zu zeigen.
Fig. 18. Blastopor und angrenzende Theile des Ektoderms aus einem Ei unmittelbar vor dem Schluss des Blastopors.
Fig. 19. Gastrula im Profil. Nach dem Schluss des Blastopors.
Fig. 20. Profilansicht des Embryos bei der Bildung der Nervenplatte.
Fig. 21. Frontaler optischer Schnitt des Embryos bei der Bildung der Nervenrinne.
Fig. 21 A und B. Wirkliche Frontalschnitte durch das in Fig. 21 abgebildete Ei.
Fig. 22. Dorsalansicht des Embryos beim Schluss des hinteren Theiles der Nervenrinne.
Fig. 23. Dorsalansicht eines Embryos mit noch nicht ganz geschlossenem Nervenrohr.

Taf. 18.

Fig. 24—24 F. Querschnittserie durch ein Stadium, das dem in Fig. 23 abgebildeten sehr nahe steht.
Fig. 25. Profilansicht eines Embryos bei der Bildung des Schwanzes.
Fig. 26—26 B. Drei Längsschnitte durch den Embryo bei der Bildung der primitiven Darmhöhle. Vergr. 240 mal.
Fig. 27. Dorsalansicht eines Embryos mit ausgebildeter primärer Darmhöhle und mit geschlossenem Nervenrohr.
Fig. 28. Längsschnitt durch einen älteren Embryo als der in Fig. 27 abgebildete.
Fig. 29—29 D. Serie von Querschnitten durch den Embryo aus dem Stadium der Fig. 27 (Fig. 29, 29 A = 530 mal, Fig. 29 B—D = 145 mal vergr.).
Fig. 30. Profilansicht eines Embryos bei der Bildung des lateralen Nervenrohres.
Fig. 31. Profilansicht eines Embryos bei der Bildung des Kiemen- und des Darmschlauches (rechte Seite).
Fig. 32, 32 A. Profilansicht eines Embryos beim Auftreten der Saugnäpfe. Fig. 32 von der rechten, Fig. 32 A von der linken Seite.
Fig. 33. Dorsalansicht eines Embryos bei der Bildung der Sinnesblase und des primären Trichters.
Fig. 34. Dorsalansicht eines älteren Embryos als der in Fig. 33 abgebildete.

Fig. 35—35 E. Querschnittserie durch einen Embryo ähnlich dem in Fig. 34. Vergr. 530 mal.
Fig. 36—36 C. Querschnittserie durch die Bildungsstelle der ventralen Peribranchialblasen.

Taf. 19.

Fig. 37. Optischer Querschnitt durch den Embryo bei der Einschnürung des Kiemen- und Darmsackes.
Fig. 37 A. Ventralansicht desselben Embryos, um die Verhältnisse der Darmsäcke zu erläutern.
Fig. 38. Profilansicht eines etwas weiter vorgeschrittenen Embryos. Vergr. 240 mal.
Fig. 38 A. Querschnitt durch denselben Embryo. Vergr. 240 mal.
Fig. 39. Profilansicht eines Embryos mit ausgebildeten dorsalen und ventralen Peribranchialblasen.
Fig. 40—40 J. Querschnittserie aus dem Embryo Fig. 39. Vergr: Fig. 40—40 G = 240 mal; H und J = 530 mal.
Fig. 41. Querschnitt durch einen Embryo aus dem Stadium der Bildung des Endostyls im dorsalen Individuum.
Fig. 42. Vorderansicht eines etwas jüngeren Embryos als der in Fig. 39 und 40.
Fig. 42 A. Ventralansicht desselben Embryos.
Fig. 43—47. Vordere Ansichten des Embryos in verschiedenen Stadien des ventralen Kiemendarmapparates.
Fig. 43 A und 45 A. Querschnitte durch die Celluloseplatten der Embryonen Fig. 43 und 45. Vergrößerung 530 mal.
Fig. 48. Profilansicht des Embryos aus dem Stadium der Einschnürung des Magenschlauches (jünger als Fig. 43).
Fig. 49. Profilansicht eines Embryos aus dem Stadium der Bildung der Kiemenspalten.
Fig. 50—50 D. Querschnittserie durch das Stadium der Fig. 45.
Fig. 51—51 E. Querschnittserie durch den dorsalen Magensack aus dem Stadium der Fig. 48. Vergrößerung 530 mal.

Taf. 20.

Fig. 52—52 G. Querschnittserie durch den Embryo der Fig. 51.
Fig. 52 H. Querschnitt durch die Sinnesblase desselben Embryos. Vergrößerung 530 mal.
Fig. 53. Profilansicht des Embryos aus dem Stadium der Ausbildung des pylorischen Theiles des Magensackes und des Nervenrohres des ventralen Individuums.
Fig. 54. Vorderansicht eines Embryos mit ausgebildeten Epicardialsäcken.
Fig. 55. Ein beinahe reifer Embryo.
Fig. 56. Ein zum Ausschlüpfen fertiger Embryo (Profilansicht).
Fig. 56 A. Das ventrale Individuum desselben von der Rückenseite.
Fig. 57—57 C. Querschnittserie durch den Embryo im Stadium der Fig. 56.
Fig. 58. Längsschnitte durch das dorsale Individuum eines ausgebildeten Embryos.

Fig. 59. Querschnitt durch das dorsale Individuum eines etwas jüngeren Embryos als den der Fig. 58.
Fig. 60—60 B. Querschnittserie durch den Embryo aus einem Stadium zwischen den Fig. 55 und 56.
Fig. 61. Querschnitt durch einen etwas älteren Embryo als den der Fig. 53.
Fig. 62. Querschnitt durch die fixirte Larve zur Zeit der Ausbildung der gemeinschaftlichen Cloake.
Fig. 63. Eine 2 Wochen alte Colonie mit der ausgebildeten Öffnung der gemeinschaftlichen Cloake.
Fig. 64. Querschnitt durch die Colonie Fig. 63 im Bereiche der Cloacalöffnung.
Fig. 65. Längsschnitt durch das dorsale Individuum aus einem etwas jüngeren Stadium als dem der Fig. 55.

Über die vermeintliche Schwimmblase der Selachier.

Von

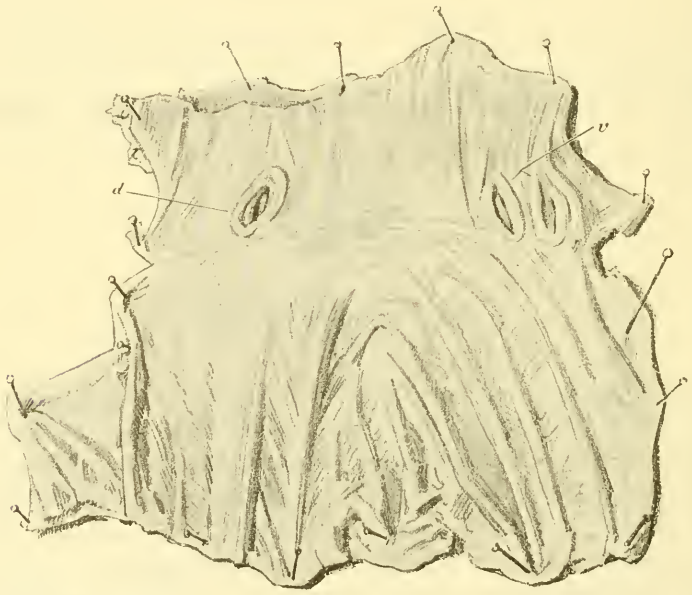
Paul Mayer
in Neapel.

Mit 1 Abbildung im Text.

Die einzigen positiven Nachrichten über dieses Organ finden sich bei N. Miklucho-Maclay vor, der als Student der Medicin unter Gegenbaur ein »Schwimmblasenrudiment« bei *Galeus*, *Mustelus* und *Acanthias* entdeckte und es 1867 im 3. Bande der Jenaischen Zeitschrift f. Med. u. Naturw. (pag. 448—453 Taf. 10) beschrieb. Weitere Untersuchungen scheint Niemand darüber angestellt zu haben, und in den Lehrbüchern von Ruf sind nur die Angaben von Miklucho kurz wiedergegeben, meist aber mit leisem Zweifel. So sagt zwar Gegenbaur in der 2. Auflage seines Grundrisses (1878 pag. 592), es gebe bei den genannten Haien »ein dorsal in den Schlund mündendes Divertikel der Wandung, welches als Rudiment einer Schwimmblase betrachtet werden darf«, Wiedersheim aber lässt dies in der 3. Auflage seines Grundrisses (1893 pag. 436 Anm.) dahingestellt sein. Ferner führt auch Balfour in seiner Comp. Embryology (Vol. 2 1881 pag. 628) die Ansicht von Miklucho an, setzt indessen hinzu: »this interpretation must however be regarded as somewhat doubtful«. Ähnlich Haddon (Introd. to the Study of Embryology, London 1887 pag. 180): »a small sac of unknown function occurs on the dorsal wall of the gullet in some Elasmobranchs«. Nur ein einziger neuerer Autor macht sich ohne jeglichen Vorbehalt den Fund von Miklucho

für seine phylogenetischen Speculationen schnurrigster Art zu Nutzen: H. Simroth (Entstehung der Landthiere, Leipzig 1891 pag. 348); ich brauche hier aber nicht näher darauf einzugehen.

Miklucho hat völlig Recht, wenn er das fragliche Organ fehlen lässt bei jungen und alten Rochen (*Raja, Torpedo, Trygon*) sowie bei »anderen untersuchten Selachiern«, als welche ich auf Grund eigener Prüfung nennen möchte *Scyllium canicula, Squatina* (Embryonen), *Carcharias glaucus* (♀, etwa 1 m lang, Embryonen von 40 cm



Ein Stück des Ösophagus und des Magens von *Mustelus laevis* ♂ unter Alkohol von 30% ausgespannt. Auf $^2/_3$ verkleinert. *d* die dorsale, *v* die beiden ventralen Taschen.

Länge), *Pristiurus* und besonders *Heptanchus*. Auch darin irrt er nicht, wenn er es für eine dorsale Tasche im Ösophagus erklärt, die aber nur eine Ausstülpung der Schleimhaut sei und worüber außen die Muskulatur glatt hinweg ziehe. Alles Übrige ist aber entweder falsch oder zweifelhaft:

1) ist die Tasche kein rudimentäres Organ, sondern ist wenigstens bei *Mustelus* auch an erwachsenen Thieren groß und deutlich;

2) existirt nicht sie allein, sondern es giebt auch ventral zwei ihr ganz ähnliche, die ebenfalls lediglich Taschen der Schleimhaut sind (s. die Abbildung *d* und *v*);

3) bedenklich ist mir die Äußerung von Miklucho, die sogenannte Schwimmblase sei an Embryonen von *Acanthias vulgaris* von 65 mm Länge noch ganz deutlich, an älteren nicht mehr, wohl aber wiederum an Erwachsenen einer Species von *Acanthias* von den canarischen Inseln. Ich habe sie bei den hiesigen *A.*, groß und klein, nicht gefunden und hege, da die Schleimhaut des Ösophagus von *A.* sehr große Papillen trägt, deren Miklucho nicht erwähnt, die Vermuthung, Miklucho habe sich in der Bestimmung seiner Selachier geirrt;

4) auch das möchte ich bezweifeln, dass die Tasche bei *Galeus canis* vorkomme. Miklucho will Embryonen von 15 cm und »ganz junge«, d. h. kleine schon frei lebende Thiere untersucht haben. Mir standen mehrere so eben ausgeschlüpfte Thiere von etwa 30 cm Länge zu Gebote, und diese hatten sämmtlich keine Spur von der Tasche aufzuweisen. Eben so wenig ein altes ♀ von etwa 1 m Länge.

Nach dem Gesagten kenne ich die Taschen nur von *Mustelus*; was ich also über den Bau dieser Organe kurz mittheilen möchte, bezieht sich lediglich auf die beiden hiesigen Vertreter dieser Gattung.

Bau der drei Taschen. Auf Schnitten (in Paraffin oder Celloidin, gefärbt mit Carmalaun, Hämalaun, dem Gemisch von Biondi, dem Eisenhämateïn von M. Heidenhain etc. etc.) unterscheiden sich ihre Wände vom gewöhnlichen Epithel des Ösophagus nur dadurch, dass ihre Zellen weniger hoch und schmal, mehr cubisch sind, dass die Becherzellen relativ selten, und die Cilien der Flimmerzellen relativ länger sind, endlich dass die Schicht rundlicher (Ersatz-?) Kerne, welche sonst im Ösophagus sich überall an der Basis der functionirenden Zellen hinzieht, in den Taschen auf die tiefsten Stellen der Falten beschränkt ist. Frisch sieht das Epithel der Taschen röthlich[1] aus, gleich dem des Magens, mit dem es aber weiter keine Ähnlichkeit hat. Die bekanntlich sehr stark saure Reaction, welche dem Magen eigen ist, kommt dem Ösophagus und seinen 3 Taschen gleichfalls zu. — Dass sie alle drei auch beim erwachsenen Thiere functioniren, wird wohl Niemand bezweifeln. Leider weiß ich aber nicht anzugeben, ob und in welcher Art das Secret ihrer Zellen von dem der gewöhnlichen Schleimzellen abweichen mag, und wozu die Taschen überhaupt dienen.

[1] Dies giebt auch Miklucho von seinem *Galeus* an.

Es scheint mir also nach dem Spruche: was dem Einen recht ist, ist dem Anderen billig, kein Grund dazu vorzuliegen, nur die dorsale Tasche, nicht auch die beiden ventralen als ein rudimentäres Organ zu betrachten, und so dürfte wohl der ganze Passus darüber aus den Lehrbüchern der vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte bald verschwinden. Es sei denn, man wollte Miklucho noch überbieten und die ventralen Taschen als die beiden rudimentären Lungen ansehen.

APR 23 1895

Character and Distribution of the genus Perigonimus.

By

Prof. Chas. W. Hargitt, Ph. D.,
Syracuse, N. Y.

The discovery and description of a member of the genus *Perigonimus*, taken in the waters of Long Island Sound in July 1892, by Dr. H. L. Osborn and the present writer, and the unique character exhibited by it, so impressed me that occasion has been taken during a sojourn at the Naples Zoological Station to examine members of the genus found in the waters of the Gulf of Naples, by way of comparison with the one taken in the waters of the New York coast, and with the purpose, moreover, of establishing more certainly its relations with European species.

In so doing I have had occasion to review with some care the available literature relative to the genus and am disposed to submit the following synopsis as touching points in its character, habit and distribution. I am the more impressed with the desirableness of such a review, since it may serve to bring together a conspectus of our present knowledge of the literature of the subject, if nothing more. It has seemed, moreover, that attention has not heretofore been adequately directed to points of structure which, it seems to me, make the genus one of peculiar interest to the biologist. To bring together these records, emphasize features of morphological significance, and contribute additional information as to distribution, are a few of the inducements prompting the paper.

Perigonimus, one of the principal genera of the Gymnoblastic Hydroids, was established by Michael Sars[1] in 1840, based upon

[1] Fauna Littoralis Norvegiae. 1. Heft 1846 pag. 8—9.

characters found in a Hydroid taken by him in August of that year at Manger, Norway, at a depth of from 20—30 fathoms. The name was based upon the occurrence of the gonads surrounding the hydrocaulis, a character now well known to have no generic value whatsoever, as it is shared by many other genera.

I cannot ascertain whether the species described by Sars has ever been noted by subsequent students of the Hydroidea. Allman[1] expressly states that his description of it is based upon characters published by Sars. Weismann[2] also refers to this species with a degree of conservatism which might clearly indicate a doubt as to Sars' species. Indeed neither from his descriptions nor his figures would one recognize typical members of the genus as at present known. However, Allman considers the Hydroid as entitled to generic rank, and whatever may be the doubts as to its affording a typical representation of the genus, the genus itself is one of the best defined of the entire family of which it forms a member.

The generic characters given by Hincks[3] seem to me to be, upon the whole, the most distinctive, and I reproduce them here, adding what seems necessary to adapt them to our present knowledge of the genus:

Coenosarc sheathed in a chitinous, sub-chitinous, or gelatinous perisarc; hydrocaulis branching or simple, from a filiform hydrorhiza; hydranths fusiform, with a single verticil of filiform tentacles surrounding the base of a conical hypostome; gonophores developed from the coenosarc. Gonozooids free and medusiform. Umbrella deep bell-shaped; manubrium short; radiating canals four; marginal tentacles two or four, often increasing with age, springing from non-ocellated bases.

The modifications included in the characters are made necessary by reason of structures peculiar to at least two of the more recently described species, namely, *P. cidaritis*, Weismann[4], and *P. Jonesii*, Hargitt & Osborn[5]. In both these species the perisarc is in what may be regarded as a primitive, non-differentiated, gelatinous condition; a sort of slimy ectodermal secretion, not yet solidified, but

---

[1] Gymnoblastic Hydroids 1871 pag. 323.
[2] Die Entstehung der Sexualzellen bei Hydromedusen 1883 pag. 115.
[3] British Hydroid Zoophytes Vol. 1 1868 pag. 89.
[4] Op. cit.
[5] American Naturalist Vol. 28 1894 pag. 27.

nevertheless of a nature analogous to the more highly specialized skeletons of the higher forms, as well as homologous in many points.

I have not been able to obtain more than a single species from the Naples bay, though two have been reported, viz. *P. linearis*, Alder, by Du Plessis[1] in 1880, and the species described as new by Weismann in 1883, namely, *P. cidaritis*.

The species *P. linearis* has also obtained record in the Station faunal list, but I am rather disposed to doubt its occurrence here, as protracted search with the dredge under the most varied circumstances failed to procure it. It should be said, however, that *P. cidaritis* was found in limited numbers and in poor condition. In his studies of the Hydroids of the bay in 1883, Weismann did not find the species, but found the one he described, in the same habitat as had been given for *linearis*. It would seem probable therefore that only one exists in these waters.

This, moreover, seems to be in general accord with the distribution of the genus, in only a few cases a given locality affording a habitat for more than one species.

A careful comparative study of *P. cidaritis* with *P. Jonesii* has led to the following results:

1. A more intimate morphological relationship than seems to exist between any other members of the genus, at least in so far as pertains to the hydrozooid persons. I have not been able to obtain gonozooids of the former species, and have only the descriptions of Weismann as a basis of comparison. Both species have similarly a simple perisarc, though in *P. cidaritis* it is somewhat more dense, and slightly chitinized in the older portions of the stem. The bathymetrical range of the species is very nearly the same, varying from 10 to 30 fathoms.

They differ in their host habitat, *P. cidaritis* being chiefly, possibly wholly, found upon the sea-urchin *Dorocidaris papillata*; *P. Jonesii* being found thus far only upon the spider crab, *Libinia emarginata*.

2. An exceedingly simple, or generalized character. This is shown both the hydrozooid and gonozooid persons, specially the former. The morphological characters are very similar to those of the lower Tubularians, and the skeletal features would seem to rank with those of the simplest of the Gymnoblastic Hydroids.

---

[1] Mitth. Z. Stat. Neapel 2. Band 1880 pag. 143.

I cannot do better than to quote in this connection from our original description[1] of *P. Jonesii*, as follows: »To the morphologist a form like the one just described has peculiar interest because of the many primitive characters which are united in it. It is not improbable that the higher calyculate Campanularian Hydroids may have descended from athecate ancestors that were more or less closely like the genus *Perigonimus*. This is a very lowly form of Tubularians, having only a single row of tentacles, the mode of reproduction is very simple, and the medusa is of the most simple character.

»Still while *Perigonimus* is treated among the naked Hydroids, it has a covering. This covering is such a one as such an animal as the naked Hydroids might have in their earlier stages of acquiring a strong skeleton. It is not a highly differentiated product, but a delicate, hardly compacted slime not very unlike the mucous secretions that all animals are so commonly throwing off from their bodies. If the semi-fluid coat of this sort were stiffened only a little, we should arrive at the more compact, chitinous cuticle of the calyculate forms. The case of *Perigonimus* thus furnishes a suggestion of the probable history of the chitinous cuticle of the Hydroids: at first a thin envelope, later a stiffened cover forming a greater protection to the body and providing for freedom of motion by the formation of joints at stated intervals. The facts of ontogeny are in favor of such a view of the history of the cuticle, for we know that it arises as an excretion thrown off from the ectoderm and hardened on exposure to the water. The differences between the gelatinous and chitinous cuticle are such differences in the chemical or metabolic functions of cells as might easily be conceived to come within the range of the operation of natural selection.«

These deductions and suggestions, while primarily the results of the study of *P. Jonesii*, are almost equally applicable to *P. cidaritis*, and more or less so to the whole genus; though certain members exhibit departures from the typical generic characters, but not of such extent as to vitiate them.

Concerning the origin of the sexual cells of *P. Jonesii* as compared with *P. cidaritis* I have not yet been able to satisfy myself wholly, not having as yet obtained medusae sufficiantly mature to show any signs of germinal cells. It will not therefore be possible

[1] Op. cit. pag. 33.

to enter upon any comparison, further than in a very general way. This much, however, may be said, that in *P. Jonesii* the germ-cells evidently mature at a much later date in the life of the medusa than in *P. cidaritis*. In the latter they may be found, according to WEISMANN at, or shortly prior to, the setting free of the medusa. »So viel steht jedenfalls fest, dass die Geschlechtszellen bei *Perigonimus* erst in der Medusenknospe entstehen kurz vor ihrer Lösung, und zwar aus dem inneren Blatt des Glockenkerns, aus dem Ektoderm des Manubrium.« I have not been able to demonstrate their presence in *P. Jonesii* at any stage previous to the maturation and liberation of the medusa, even in the most primitive forms; though careful search has been made through many sections of the medusa-buds in various stages of development. In a previous account of the development of this species[1], attention was called to the circumstance that the medusae were kept in aquaria — apparently in healthy condition for at least a fortnight — without any appearance of sexual organs; but it must be said that no sections were made of specimens so kept, though careful observations upon stained and mounted specimens failed to show any traces of sexual cells.

It would seem therefore that in this respect at least, there is a rather remarkable difference as to the origin and maturation of the sexual cells in these two species. But attention should be called to the fact that WEISMANN's conclusions were in part based upon sexual organs found upon medusae taken from the »Auftrieb«, and whose age, and indeed relations, must therefore be a matter of some doubt. I shall hope to be able to secure such additional material as will afford means for certainly establishing this point for the American species, and at the same time for completing an account of its minute structure and development, of which only preliminary notice has so far been given.

In numbers the genus is also an important one, perhaps only the Corynidae and Tubularidae including more species. HINCKS[2] records 5 distinct species, and adds several which he considers as of doubtful affinities, though they are now generally recognized as distinct species. ALLMAN in his classical monograph recognizes 8 distinct species, and adds two of doubtful character. He adds also an additional species[3], *P. multicornis*, reported in 1874.

[1] Op. cit. pag. 28.

[2] Op. cit. pag. 89.

[3] Journ. Linn. Soc. London Vol. 12 pag. 252.

In 1873 G. O. Sars reported a new species[1] which he took from a depth of 400 fathoms off the coast of Norway and named *P. abyssi.*

In 1883 Weismann[2] described a new species from the Gulf of Naples which he named *P. cidaritis.*

So far as I have been able to ascertain no further addition was made to the list till 1892, when the new species *P. Jonesii* was described by us from Long Island Sound[3].

This makes a list of at least 12 species, not including several of doubtful affinities, which are as follows:

1. *P. muscoides* Sars; 2. *repens* S. Wright; 3. *minutus* Allman; 4. *sessilis* S. Wright;. 5. *palliatus* S. Wright; 6. *vestitus* Allman; 7. *serpens* Allman; 8. *linearis* Alder; 9. *multicornis* Allman; 10. *abyssi* Sars; 11. *cidaritis* Weismann; 12. *Jonesii* Hargitt & Osborn.

Habitat. In reference to the habit of the genus it may be said to be distinctively commensal. I have found no record of any species of which a different character might be predicated. So far as I have been able to ascertain, the following seems to be the general range of habit so far as any has been reported:

P. muscoides, attached to other Hydroids and tests of Ascidians. *P. repens*, attached to Sertularians and upon the back and legs of the spider crab; *P. minutus*, attached to the operculum of *Turritella communis*; *P. sessilis*, on shells and occasionally on rocks; *P. palliatus*, attached to shells of hermit crab; *P. vestitus*, attached to old shells of *Buccinum*; *P. serpens*, chiefly on stems of other Hydroids; *P. linearis*, on shells of *Turritella* and other Gasteropods; *P. cidaritis*, on spines of *Dorocidaris*; *P. Jonesii*, attached to abdomen and pereiopods of spider crab. Concerning other species no records were found.

That some advantage accrues from this mode of life hardly admits of doubt, though it may be difficult in each case to clearly perceive in just what it may consist. In certain cases the commensalism may approximate parasitism to a degree which is difficult to distinguish from it. Fewkes[4] has described an extremely interesting case of what seems to be genuine parasitism among Hydroids in a species which he named *Hydrichthys mirus*, from its habitat as a parasite upon a fish of the genus *Seriola* (*zonata*, Cuv.).

---

[1] Forh. Vid. Selsk. Christiania 1874 pag. 91.

[2] Op. cit.

[3] Op. cit.

[4] Bull. Mus. Harvard Coll. Vol. 13 1888 pag. 224.

The case is the more interesting in this connection in that it resembles very closely in its medusoid persons those of *Perigonimus*; and as FEWKES has indicated, if only the medusa stage had to be considered, its affinities with the Tubularians would certainly be very close. In the original description of *P. Jonesii* the possibilities of a parasitic character were intimated, though no evidence was directly perceived which would establish such a relationship. The close commensal relations of *Hydractinia*, *Podocoryne* and other related forms are very well know. I have often verified the observations of Miss MARTHA BUNTING in her recent paper upon this point[1]. That a similar form of commensalism exists between *P. Jonesii* and the spider crab seems quite probable, but of its exact nature I cannot speak with certainty.

Distribution. It is not yet time to propose an exhaustive account of either the geographical, or bathymetrical range of the genus, since we know too little of the hydroid fauna of the globe to afford sufficient basis for even a tentative discussion of the laws of its distribution. A record of the facts known is however always in order; and through such a process we may hope to contribute to the general sum of knowledge, which in its aggregation may at some time justify the larger undertaking. Indeed it may be said that in a general way this is exactly the method by which most of our knowledge of such laws have been worked out and verified. The following summary of facts in reference to the special group under consideration will not therefore be without value.

The following notes on its distribution will afford a summary of our present knowledge on the subject:

In a paper entitled »Ergänzungen zu HELLER's Zoophyten etc. des Adriatischen Meeres[2]« F. W. PIEPER reports one species, *P. repens*, as found on shells at Pirano, Lesina, Rovigno, and Lissa.

J. PETERSEN, in a report of the scientific work of the gun-boat »Hauchs«[3] within the waters of the Danish seas during the years 1883—86, records the following species: — *P. repens*, Kattegat, etc., from depths of 5—26 fathoms, and reports it as found also in Scotland, England, and the Adriatic sea. *P. vestitus* (?), Öresund (Hellebäck), also in Scotland. *P. serpens* (?), Hellebäek, also England. *P. multicornis*, Kattegat.

---

[1] Journ. Morph. Boston Vol. 9 1894 pag. 203 seq.

[2] Z. Anzeiger 7. Jahrg. 1884 pag. 148.

[3] Det videnskabelige Udbytte af Kanonbaaden Hauchs Togter etc. 1893 pag. 377.

J. V. Carus[1] records the following species: — *P. repens*, seas of Great Britain, giving Pieper's records as to its occurrence in the Adriatic. *P. linearis*, Distribution similar to *repens*. Habitat, Bay of Naples, Du Plessis. *P. serpens*, shores of Great Britain. Habitat, »Sea of Tuscany«, Richiardi.

An examination of the extensive and painstaking reports on the »Hydromedusae of Australia« by R. von Lendenfeld[2], while showing a comparatively rich Hydroid fauna, affords no record of the occurrence of *Perigonimus*.

In a report on a North-polar Expedition, by E. von Marenzeller[3] there occur but few records of Hydroid life. Only 4 genera with 5 species were collected, and *Perigonimus* does not appear among them.

F. E. Schulze[4] reported *P. repens* as found in Firth of Forth at a depth of 25 fathoms, and in Terschelling at 20 fathoms. Distribution »Vor der Ostküste von Schottland und England«.

It will be seen from these records that the larger proportion of species have been reported from the environs of the British Isles and North sea. This may be due in part to the greater attention which has been given to this aspect of zoology by English naturalists, but it can not be wholly due to this. It would seem that these regions afford a more congenial habitat than some others.

In some cases it would seem that the range of a given species is considerable. For example, *P. linearis* has been reported from the coast of Northumberland and from the Gulf of Naples. I have intimated above, however, that there seems to be some doubt as to the distinctness of the Naples species. With this exception it would seem that the range of a given species is usually limited. But at the same time it appears that the range of the genus is rather wide, being found on both shores of the Atlantic and in the Mediterranean, yet less so than many others of the family.

Another fact is worthy of attention and that is that no reports of the genus occur from distinctively pelagic regions. I find no account of it in the Challenger Reports upon the Hydroidea, nor in the Reports of the Hydroidea of the Gulf Stream, nor in Agassiz'

---

[1] Prodromus Faunae Medit. 1885 Vol. 1 pag. 4.

[2] Proc. Linn. Soc. New South Wales Vol. 9 pag. 206, 345, 401, 467, 581.

[3] Denkschr. Akad. Wien Math. Nat. Cl. 35. Bd. 1877.

[4] Ber. Comm. Wiss. Unters. D. Meere Kiel 2./3. Jahrg. 1875 pag. 127.

Illustrated Catalogue of North American Acalephae. It would seem to be limited therefore to what have been designated as the Littoral, Laminarian, and Coralline regions. In only one case has this limit been probably exceeded, namely in that of *P. abyssi*, from a depth off the west coast of Norway, of 400 fathoms. Again, in only one case has it been reported from other than the coasts of Europe. The description of *P. Jonesii* from the American coast is the only occurrence, so far as I am aware, of any member of the genus in these waters.

Concerning the causes of distribution relative to *Perigonimus* little can be said. Propagated by free-swimming medusae, it is probable that this fact has contributed to its more local distribution. Its commensal habit may also have similarly aided in extending its range, though this has more probably operated against any general extension of range, since the host is generally of a somewhat sedentary habit. So far as the facts at hand are of significance, they would seem to point to the origin of the genus in the region of the British Isles, and its very slow transplanting to adjacent and remoter regions. Its occurrence in such remote points as Naples Bay and Long Island Sound must probably be accounted for by causes of a somewhat extraordinary character, such as conveyance by ships.

Such in brief is a synoptic glimpse of the more striking characteristics of the genus. That it is tentative and incomplete in some of its aspects will be recognized in the nature of the case. It is hoped, however, that enough has been gathered into the review to afford a fair introduction to the extremely interesting character of the genus, and to indicate some of the more important morphological problems in its structure and ontogeny. To the latter points I hope to contribute further as soon as suitable material can be secured for investigation.

Zoological Station, Naples, July 25th, 1894.

Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Synascidien.

2. Über die Entwicklung von *Didemnum niveum*.

3. Allgemeiner Theil.

Von

Prof. W. Salensky
in Odessa.

Mit 4 Zinkographien und Tafel 21—24.

2. Über die Entwicklung von *Didemnum niveum*.

Die Didemniden stehen den Diplosomiden im System am nächsten: sie bilden mit ihnen eine Gruppe, welche sich vor den anderen Synascidien durch viele Eigenthümlichkeiten im Bau und in der Fortpflanzung auszeichnet. Die beiden erwähnten Familien lassen sich von einander ziemlich gut durch die Zahl ihrer Stigmenreihen unterscheiden, aber der wichtigste Unterschied zwischen ihnen bezieht sich auf ihre Entwicklung. Während nämlich die Diplosomiden immer Zwillingslarven erzeugen, deren Entwicklung in dem 1. Theile dieser Abhandlung beschrieben worden ist[1], schlüpfen aus der Colonie der Didemniden einfache Larven aus. Im äußeren Habitus aber und im Bau sind die Larven beider Familien einander so ähnlich, dass man von vorn herein in der Entwicklung der Didemniden mehrere Anknüpfungspunkte an die der Diplosomiden erwarten konnte. Da nun die Entwicklung von *Didemnum* schon desswegen, weil sie zur Bildung einer einfachen Larve führt, der der übrigen Ascidien viel näher stehen muss als die der Diplosomiden, so erhält sie dadurch ein besonderes Interesse. Man darf namentlich erwarten, dass

[1] S. oben pag. 368 ff.

sie gewissermaßen einen Übergang zwischen den einfachen Entwicklungsvorgängen der Ascidien überhaupt und den complicirten der Diplosomiden darstelle, welcher die letzteren etwas aufklären könnte. Diese Überlegung hat sich dann auch als vollkommen berechtigt erwiesen. Von Beginn meiner Studien über die Entwicklung von *Didemnum* an bin ich zur Überzeugung gekommen, dass diese in nächster Beziehung zu der der Diplosomiden steht, und dass durch die Vergleichung dieser beiden Ontogenesen sehr Vieles in der Entwicklung der Diplosomen aufgeklärt wird. Da meine Absicht aber hauptsächlich die Untersuchung der Organogenese von *Didemnum* war, so habe ich in meinen Studien hauptsächlich diese Vorgänge beachtet, die Furchung und Keimblätterbildung hingegen nur beiläufig untersucht, und zwar nur so weit, wie sie mir für das Verständnis der Organogenese dienen konnten.

Das Material, an dem ich arbeitete, wurde aus Villefranche bezogen. Bei meinem Aufenthalt in Villefranche habe ich eine Anzahl Colonien von einem *Didemnum* in Spiritus conservirt. Nach meiner früheren Bestimmung glaubte ich, dass diese dem *D. cereum* angehörten; es waren zwar in der That einige Exemplare von dieser Species dabei, aber die Hauptmasse der Colonien, die ich studirt habe, gehören einer anderen Species an und stehen dem *D. niveum* am nächsten.

Meine Collection der Colonien erwies sich bei der Untersuchung als sehr gut erhalten und für Schnitte gut geeignet. Die Manipulationen, die ich anwendete, sind dieselben, welche ich für *Diplosoma* angegeben habe (s. oben pag. 372ff.). Die Eier habe ich aus den Colonien herausgeschält und theilweise in toto, theilweise auf Schnitten untersucht. Bei dem Studium der total gefärbten und aufgehellten Embryonen gewinnt man außerordentlich viel, was die Topographie der Organe in verschiedenen Stadien betrifft. Die Untersuchung der Schnitte dient einerseits zur Controlle der an den totalen Embryonen gewonnenen Resultate, andererseits zum Nachweis der feineren Structur der Organe, welche an den ganzen Eiern nicht so deutlich hervortritt. Der Bau der Embryonen ist sehr complicirt, desswegen ist es sehr schwer, sich allein an den Schnitten zu orientiren; die Untersuchung der ganzen Embryonen ist desshalb sehr wichtig, da sie uns einen allgemeinen Einblick in die Topographie des Embryos giebt und das Verständnis der Schnitte erleichtert.

In technischer Beziehung ist die Untersuchung der Eier von *Didemnum* viel bequemer als die derjenigen von *Diplosoma*.

indem jene viel weniger Dotter enthalten und desswegen nicht so bröckelig sind wie diese. Die Methode, die ich hier anwendete, ist dieselbe wie für *Diplosoma* (Herausschälen der Eier aus der Colonie, Färben in toto mit Boraxcarmin, Nachfärben der Schnitte mit Hämalaun und Aufhellen durch Toluol). Man kann aber dieses Verfahren bedeutend vereinfachen, wenn man, anstatt die Eier aus der Colonie herauszuschälen — was bei *Didemnum* viel schwieriger ist als bei *Diplosoma* — die ganze Colonie in feine Schnitte zerlegt. Man bekommt dadurch eine Reihe ausgezeichneter Schnitte der verschiedenen Stadien, in denen man sich leicht orientiren kann, wenn man vorher den Bau der Embryonen an den gefärbten und total betrachteten Eiern kennen gelernt hat.

a. Allgemeine Orientirung. Entwicklung des Eies. Furchung (Taf. 21 Fig. 66—72).

Die Colonien von *Didemnum* zeichnen sich vor denen von *Diplosoma* dadurch beträchtlich aus, dass sie keine gemeinschaftliche Cloacalhöhle besitzen. Ihr Cellulosemantel, welcher wie der von *Diplosoma* eine wabenförmige Structur hat, enthält in seinem Innern eine Menge Lücken, worin die Individuen und auch die Eier in verschiedenen Stadien eingebettet sind. Mit der Abwesenheit der gemeinschaftlichen Cellulosehöhle hängen einige Eigenthümlichkeiten im Bau der Ascidiozoiden, wodurch sich *Didemnum* von *Diplosoma* unterscheidet, zusammen. Die Individuen von *Didemnum* nämlich haben keine Fixationsfortsätze, welche bei *Diplosoma* immer vorhanden sind und für die Befestigung der Individuen am basalen Blatt des Cellulosemantels dienen; sie haben ferner die eigene Cellulosehülle nicht, welche den Individuen von *Dipl.* eigen ist. Die Individuen von *Did.* hängen der Cellulosehülle nur mit ihren vorderen Enden an, während ihre hinteren Enden in den Celluloselacunen frei liegen. Demgemäß weicht *Did.* auch in der Brütung der Eier von *Dipl.* ab.

Der Eierstock von *Didemnum* ist in der Beziehung dem von *Diplosoma* ähnlich, dass er keinen Ausführungsgang hat. Er liegt ganz hinten im Ascidiozoid und besteht aus einer Anzahl verschieden entwickelter Eier. Die reifen Eier treiben die Haut des Ascidiozoids wie einen Sack hervor. Das Ei wird auch hier abgeschnürt und fällt, in die Follikelhaut und das Ektoderm eingehüllt, in die Cellulosehöhle. Es liegt aber in dieser ganz frei, ohne an der Wand

befestigt zu werden, wie es bei *Diplosoma* der Fall ist. Desswegen fallen die Eier von *Did.* aus den Schnitten viel leichter heraus als die von *Dipl.*, und man könnte daher vermuthen, dass auch die Larve viel leichter ausschlüpfe als die von *Dipl.*, indessen begegnet sie bei ihrer Evacuation bedeutenden Hindernissen in den ziemlich complicirten Celluloselacunen.

Die Entwicklung der Eier von *Didemnum* bietet manche wichtige Eigenthümlichkeiten dar, welche mich veranlasst haben, sie genauer zu studiren. Meine Beobachtungen beziehen sich aber nur auf die mittleren und späteren Stadien, die allerjüngsten hingegen habe ich nicht speciell untersucht.

Taf. 21 Fig. 66 stellt einen Schnitt durch einen Theil des Eierstocks von *Didemnum* dar, der 3 wesentliche Stadien des Eies zusammen getroffen hat. Das jüngste von den 3 Eiern (Fig. 66 α) befindet sich im Stadium der Bildung der Kalymmocyten; es enthält einen Follikel und darin die Eizelle oder Ovogonie, welche den ganzen Follikelraum einnimmt und aus einem Dotter und einem Keimbläschen besteht. Das Follikelepithel tritt als eine einzige Zellschicht auf, die sich durch ihre intensive Färbung vor der Eizelle auszeichnet. Nach außen ist es durch eine feine Cuticula begrenzt, nach innen sind die Epithelzellen von der Eioberfläche nicht abgegrenzt. Einige von diesen Zellen ragen in die Dottermasse hinein; man trifft sogar welche, die sich vollkommen vom Follikelepithel getrennt haben und ins Ei eingewandert sind. Die letzteren werden weiter unten (pag. 493) genauer besprochen. Der Dotter stellt eine scheinbar homogene, sich zu den Farben indifferent verhaltende Masse dar, in welcher sich erst bei stärkeren Vergrößerungen manche merkwürdigen Verhältnisse erkennen lassen. Bei der Betrachtung des Eies mit der Ölimmersion $^1/_{12}$ von Zeiss kann man darin zwei Bestandtheile nachweisen: 1) eine homogene Masse, die als Grundsubstanz oder Deutoplasma zu deuten ist, und 2) eine reticuläre feinkörnige Substanz, welche jene in verschiedenen Richtungen durchsetzt und ein schönes Netz bildet, das vom Centrum des Eies bis zur Oberfläche reicht und als Protoplasma oder Protolecith bezeichnet werden mag. Bau und Vertheilung dieser Substanz werden durch Fig. 66 A, welche einen Theil des Eies α (Fig. 66) bei Immersion $^1/_{12}$ zeigt, erläutert. Das Keimbläschen bietet in seinem Bau wenig Hervorragendes dar. Es stellt wie bei allen Ascidien eine Blase voll homogenen Kernsaftes dar, in deren Innerem ein Chromatinnetz ausgespannt ist, welches nach der Peripherie mit der Kernmembran

zusammenfließt (Fig. 66 *α*, *Kb*). An dem einen Pole des Keimbläschens tritt im Inneren an den gefärbten Schnitten sehr deutlich der Keimfleck (*Kf*) hervor.

Das eben beschriebene Stadium werden wir als Ausgangspunkt für die Betrachtung der weiteren Vorgänge nehmen, welche sich hauptsächlich 1) in der Bildung der Kalymmocyten, 2) in den Umwandlungen des Dotters und des Keimbläschens und 3) in der Reifung des Eies äußern.

Bildung der Kalymmocyten. Die beiden jüngsten Stadien des Eies, *α* und *β* (Fig. 66), weichen in ihrem Bau von einander besonders dadurch ab, dass in *α* erst sehr wenige Kalymmocyten, in *β* hingegen eine ganze Schicht davon im Eie vorhanden sind. Untersucht man die beiden Eier bei starker Vergrößerung (Fig. 66 A und B), so trifft man verschiedene Stadien der Kalymmocyten an und darf daraus schließen, dass in dem jüngsten Ei dieser Process etwa begonnen hat und in dem älteren noch nicht vollendet ist. Die Durchmusterung des Follikelepithels beider Eier zeigt die verschiedenen Stadien der Kalymmocyten.

Ich habe schon oben bemerkt, dass in dem jüngsten Ei nicht alle Follikelzellen in einer und derselben Ebene liegen und dass manche nach innen, in die Eizelle hineinragen. Man erkennt diese Zellen an ihrer birnförmigen Gestalt, welche um so mehr ausgeprägt ist, je mehr die Zelle aus dem Verbande der Epithelschicht heraustritt und in die Eizelle hineinragt. In Fig. 66 A und 66 B sind mehrere solche Zellen abgebildet (*a*, *b*, *d*, *e*), welche die verschiedenen Stadien der Abtrennung der Follikelzellen oder der Bildung der Kalymmocyten darstellen. Die Zelle *a* weicht noch am wenigsten von den übrigen Zellen des Follikelepithels ab; ihr innerer, der Eizelle zugekehrter Theil breitet sich aus, und die Zelle nimmt dadurch die Gestalt einer Birne an; in *b* ist diese Änderung noch mehr ausgeprägt, denn ihr im Niveau des Epithels liegender Theil ist noch dünner geworden als bei *a*, während sie mit ihrem inneren Theil noch mehr in die Dottermasse hineinragt. Die Zelle ist etwas gekrümmt, so dass ihr innerer Theil mit dem Kern unter die benachbarten Epithelzellen zu liegen kommt. Ein ähnliches Stadium findet man auch in *c* (Fig. 66 *α*). Alle diese Änderungen zeigen den Beginn der Abtrennung der Follikelzellen und ihrer Verwandlung in die Kalymmocyten an: der im Niveau des Epithels liegende Theil der Zelle wird immer dünner, während der entgegengesetzte Theil immer mehr und mehr nach innen, in die Dottermasse hineinragt.

In Folge dessen gelangen die benachbarten Zellen immer näher zu einander, während die in Verwandlung begriffene Zelle aus dem Follikelepithel herauskriecht, in die Dottermasse hineindringt und sich auf der Oberfläche derselben ausbreitet. Solche Zellen (*d* in Fig 66 A und *e* in Fig. 66 B) sind schon fertige Kalymmocyten. Im Ei *β* (Fig. 66) findet man zwischen den schon ausgebildeten Kalymmocyten einige Zellen des Follikelepithels, welche sich ebenfalls in Kalymmocyten verwandeln wollen. Die Vorgänge sind in diesem Falle denen, welche am Ei *α* auftreten, vollkommen ähnlich; jedoch zeigen die Epithelzellen einige Eigenthümlichkeiten, auf die ich hier hinweisen will. Betrachtet man nämlich das Follikelepithel des Eies *β* bei starker Vergrößerung, so bemerkt man zwischen den gewöhnlichen cylindrischen Follikelzellen einige, welche dreieckig geworden sind (Fig. 66 B, *f* und *g*). Es sind in der Bildung begriffene Kalymmocyten, den birnförmigen Zellen des Eies *α* gleichwerthig, aber davon nicht nur durch ihre Form, sondern auch dadurch verschieden, dass sie die Oberfläche des Dotters abschließen und sich mit ihren kleinen, pseudopodienartigen Fortsätzen an der Dottermasse festhalten. Diese Einrichtungen, welche ich nur in den späteren Stadien der Bildung der Kalymmocyten beobachtet habe, bewerkstelligen als Anheftungsorgane das Eindringen der Follikelzellen in den Dotter. Man könnte ihre Bildung als eine frühe Pseudopodienbildung betrachten, denn es ist bekannt, dass die fertigen, in der Dotterperipherie liegenden Kalymmocyten immer Pseudopodien ausschicken, die sich im Dotter ausbreiten und wahrscheinlich als Ernährungsorgane der Kalymmocyten funktioniren.

Dieses Vorkommen der pseudopodienartigen Fortsätze, welche in den jüngeren Stadien der Kalymmocyten fehlen, erklärt sich dadurch, dass in den späteren Stadien das Follikelepithel sich von der Oberfläche des Dotters abhebt; in Folge dessen müssen die jungen Follikelzellen, die sich in Kalymmocyten verwandeln, Vorrichtungen besitzen, die ihnen beim Eindringen in den Dotter helfen. Diese treten nun in Form von Pseudopodien auf.

Die Bildung der Kalymmocyten hört bei *Didemnum* ziemlich früh auf. Als Endstadium dieses Vorganges muss man das in Fig. 66 *β* abgebildete betrachten, denn bei den älteren Eiern konnte ich keine in der Bildung begriffene Kalymmocyten mehr nachweisen. Mit dem Schluss der Kalymmocytenbildung fängt die regressive Entwicklung des Follikelepithels an, welche eine besondere Beachtung verdient.

In der Entwicklung des Follikelepithels kann man zwei Perioden unterscheiden. Die erste ist durch das Wachsthum seiner Zellen charakterisirt; sie dauert bis zum Stadium β, wo die Zellen am größten sind. Sie wachsen in dieser Periode bedeutend, wie aus der Vergleichung des Eies im Stadium α (Fig. 66) mit dem des Stadium β ersichtlich ist. Vom Stadium β fängt der entgegengesetzte Vorgang an, welcher in der Abflachung der Zellen besteht und schließlich zur Verwandlung des Epithels in eine dünne Membran führt, in welcher die Zellen nicht mehr zu unterscheiden sind. Zur Zeit der Eireifung (Fig. 66 γ) ist das Follikelepithel bedeutend verändert. In den Schnitten treten die Grenzen zwischen den einzelnen Zellen nicht scharf hervor; die Zellen selbst sind bedeutend abgeplattet; ihr Protoplasma verhält sich nun zu den Farben indifferent, die Kerne färben sich aber sehr intensiv. Die Dicke des Epithels beträgt nun etwa $^1/_4$ von ihrer ursprünglichen (Fig. 66 β), und diese Abplattung kann offenbar durch ihre starke Ausdehnung, die vom Druck der wachsenden Eizelle bedingt wird, erklärt werden.

Das Abplatten der Follikelhülle geht von nun ab sehr rasch vor sich. In dem unmittelbar folgenden Stadium (Fig. 68) ist sie bereits viel dünner geworden als im Stadium der Reifung. Noch weitere regressive Vorgänge trifft man dann in den Furchungstadien an (Fig. 69 und 70), wo die Zellen der Follikelhülle endlich einen schuppenartigen Charakter bekommen, und die Hülle selbst so dünn geworden und mit der Eizelle so innig verwachsen ist, dass man sie in den Schnitten nur da erkennt, wo sie von der Eizelle abgerissen ist (Fig. 69 *Fol*). Später ist sie überhaupt nicht mehr zu erkennen.

Allgemeines über Kalymmocyten. Die eben hervorgehobenen Vorgänge der Entwicklung der Kalymmocyten und der Verwandlung des Follikelepithels führen uns zu den folgenden Schlüssen: 1) Die Kalymmocyten sind nichts Anderes, als die immigrirten Zellen des Follikelepithels, die in das Ei eindringen und sich an seiner Peripherie ausbreiten. 2) Das Follikelepithel unterliegt, nachdem es das Material für die Bildung der Kalymmocyten geliefert hat, einer regressiven Metamorphose, welche zu seinem vollständigen Untergang führt. Vergleichen wir nun die eben an *Didemnum* erhaltenen Ergebnisse mit den Angaben anderer Beobachter, um dadurch zu ermitteln, welche von den beschriebenen Vorgängen allen Ascidien gemein, und welche als Eigenthümlichkeiten von *Didemnum* zu betrachten sind!

Die Frage nach der Entstehung und Natur der Kalymmocyten oder »Testazellen« ist bis jetzt trotz der vielen Untersuchungen noch offen. Die Ansichten darüber zerfallen in zwei Gruppen: die Einen schreiben den Kalymmocyten einen intraovulären, die Anderen einen extraovulären oder follikulären Ursprung zu. Der älteste Beobachter auf diesem Gebiete, KOWALEWSKY[1], ist auch der Gründer der extraovulären Theorie. Der ihm der Zeit nach folgende Beobachter, KUPFFER[2], bestätigt aber seine Angaben nicht und kommt zu dem Schluss, dass die »Testazellen« aus der Eizelle selbst ihren Ursprung nehmen. KUPFFER kann demnach als Gründer der intraovulären Theorie betrachtet werden. Nachdem diese beiden entgegengesetzten Ansichten einmal aufgestellt worden waren, haben alle folgenden Beobachter sich zu Gunsten dieser oder jener Theorie ausgesprochen. Die meisten Beobachter (METSCHNIKOFF[3], ROULE[4], SABATIER[5], FOL[6], SEMPER[7], MCMURRICH[8], DAVIDOFF[9]) äußern sich als Anhänger der KUPFFER'schen intraovulären Theorie, aber es zeigt sich bei ihnen besonders ein bedeutender Unterschied in Bezug auf die Bildungsart der Kalymmocyten im Ei: Einige (KUPFFER, SABATIER, FOL, SEMPER, MCMURRICH) lassen die Kalymmocyten ohne Theilnahme

---

[1] A. KOWALEWSKY, Entwicklungsgeschichte der einfachen Ascidien. in: Mém. Acad. Pétersbourg (7) Tome 10 1866 Nr. 15; idem: Weitere Studien über die Entwicklung der einfachen Ascidien. in: Arch. Mikr. Anat. 7. Bd. 1871 pag. 101 ff.; idem: Über die Entwicklungsgeschichte von *Pyrosoma*. ibid. 11. Bd. 1874 pag. 597 ff.

[2] C. KUPFFER, Die Stammverwandtschaft zwischen Ascidien und Wirbelthieren. in: Arch. Mikr. Anat. 6. Bd. 1870 pag. 115 ff.; idem: Zur Entwicklung der einfachen Ascidien ibid. 8. Bd. 1872 pag. 358 ff.

[3] E. METSCHNIKOFF, Zur Entwicklungsgeschichte der einfachen Ascidien. in: Zeit. Wiss. Z. 22. Bd. 1872 pag. 339 ff.

[4] L. ROULE, La structure de l'ovaire et la formation des oeufs chez les Phallusiadés. in: Compt. Rend. Tome 96 1883 pag. 1069 ff.

[5] A. SABATIER, Recherches sur l'oeuf des Ascidiens. in: Revue Sc. N. Montpellier Vol. 11 1883 pag. 348 ff.; idem: Sur les cellules du follicule et les cellules granuleuses chez les Tuniciers. in: Recueil Z. Suisse Tome 1 1884 pag. 423 ff.

[6] H. FOL, Sur l'oeuf et ses enveloppes chez les Tuniciers. in: Recueil Z. Suisse Tome 1 1883 pag. 91 ff.

[7] C. SEMPER, Über die Entstehung der geschichteten Cellulose-Epidermis der Ascidien. in: Verh. Physik. Med. Ges. Würzburg (2) 8. Bd. 1874 pag. 63 ff.

[8] J. P. MCMURRICH, On the origin of the so called Test-Cells in the Ascidian ovum. in: Stud. Biol. Lab. J. Hopkins Univ. Vol. 2 1882 pag. 147 ff.

[9] M. v. DAVIDOFF, Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der *Distaplia magnilarva* 1. Abschnitt. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 9. Bd. 1889 pag. 113 ff.

des Keimbläschens entstehen; um jedoch alsdann das Erscheinen der Kerne zu erklären, müssen sie die freie Kernbildung in der Region des Dotters zulassen, wo die Kalymmocyten zum Vorschein kommen. Die Anderen (Roule, Davidoff) lassen die Kalymmocytenkerne aus der Theilung des Keimbläschens entstehen. Die genaueste Beschreibung hiervon liefert Davidoff, welcher diesem Process einen bedeutenden Theil seiner Monographie über die Entwicklung von *Distaplia magnilarva* widmet. Ich darf hier bemerken, dass ich mehrmals an den Eiern von *Distaplia* Bilder gesehen habe, welche den Abbildungen von Davidoff sehr ähnlich waren, ohne mich aber davon überzeugen zu können, dass die vermeintlichen Kalymmocytenkerne von Davidoff (die Kerne der Abortiveier, wie er die Kalymmocyten nennt) wirklich diesen Werth haben.

Die extraovuläre oder follikuläre Entstehung der Kalymmocyten, welche zuerst von Kowalewsky angegeben wurde, ist später besonders durch die Untersuchungen von E. van Beneden & Julin[1] und Julin[2] allein bestätigt worden. Was *Pyrosoma* betrifft, so habe ich bei meinen Untersuchungen über die Embryologie[3] dieser Ascidien ebenfalls eine Bestätigung der Beobachtungen von Kowalewsky gegeben. Obwohl van Beneden & Julin im Allgemeinen mit Kowalewsky übereinstimmen, so weichen sie in den Einzelheiten doch von ihm ab. Während Kowalewsky[4] die Kalymmocyten durch Immigration der Follikelzellen entstehen lässt, sollen sie sich nach van Beneden & Julin durch Theilung der Follikelzellen bilden. In diesem Streit stelle ich mich ganz entschieden auf die Seite von Kowalewsky, da ich in den Follikelzellen von *Didemnum* nie Kerntheilung beobachtet habe, im Gegentheil eine Reihe ganz positiver Beweise für die Entstehung der Kalymmocyten durch die Einwanderung der Follikelzellen besitze.

Die ausgezeichneten Untersuchungen von van Beneden & Julin über die Eibildung und Entwicklung bei den einfachen Ascidien geben wichtige Daten für die Vergleichung dieser Vorgänge mit

[1] Ed. van Beneden & Ch. Julin, Recherches sur la morphologie des Tuniciers. in: Arch. Biol. Tome 6 1886 pag. 237 ff.

[2] Ch. Julin, Structure et développement des glandes sexuelles ..... chez *Styelopsis grossularia*. in: Bull. Sc. France Belg. Tome 25 1893 pag. 93 ff.

[3] W. Salensky, Beiträge zur Embryonalentwicklung der Pyrosomen. in: Z. Jahrb. Anat. Abth. 4. Bd. 1890 pag. 424 ff.

[4] Weitere Studien etc. (s. oben pag. 495 Anm. 1) pag. 103.

denen von *Didemnum*, und es lässt sich so die Frage, welche Vorgänge einen allgemeinen Werth für alle Ascidien haben, und welche nur eine Eigenthümlichkeit von *Didemnum* sind, einigermaßen sicher entscheiden.

Nach VAN BENEDEN & JULIN[1] sollen die zelligen Umhüllungen des Eies in folgender Reihenfolge entstehen. Zunächst bildet sich um die Eizelle eine Epithelhülle, die nach JULIN aus 3 gleichzeitig mit der Eizelle differenzirten Zellen ihren Ursprung nimmt. Diese Hülle wird von B. & J. als primäres Follikelepithel bezeichnet. Durch die mitotische Theilung dieser Zellenschicht, welche sich in tangentialer Richtung zur Oberfläche der Eizelle oder der Ovogonie abspielt, entstehen dann 2 Schichten, eine äußere, das secundäre Follikelepithel, und eine innere, die Testazellenschicht (Kalymmocytenschicht). In der folgenden Periode theilen sich die Zellen des secundären Follikepithels wiederum in derselben Richtung wie früher, und es entstehen so 2 neue Schichten, nach JULIN das äußere und das innere Follikelepithel. Kurz vor der Reifung des Eies oder vor der Verwandlung der Ovogonie in die Ovocyte 1. Ordnung trennen sich die beiden letzten Schichten von einander ab: das innere Follikelepithel bleibt an dem Ei haften und stellt seine follikuläre Umhüllung dar, das äußere hingegen verwächst mit dem Grenzepithel des Eierstocks und wird von den umgebenden Mesenchymzellen (Phagocyten) aufgezehrt.

Die sehr complicirten Entwicklungsverhältnisse der Eihüllen von *Styelopsis grossularia* und *Clavellina* sind bei *Didemnum* bedeutend vereinfacht. Vergleicht man die Entwicklung des Follikelepithels und der »Testazellen« der beiden genannten Ascidien mit der von *D.*, so erscheinen sie in folgenden Punkten einander gleich oder von einander verschieden. Obwohl in beiden Fällen die Testazellen aus dem Follikelepithel (primären Follikelepithel von *Clavellina* und *Styelopsis* nach der Bezeichnung von B. & J.) entstehen, so muss man doch einen bedeutenden Unterschied in der Bildungsart dieser Zellen in beiden Fällen notiren: 1) Während sie bei *C.* und *S.* aus der mitotischen Theilung der Follikelzellen hervorgehen, entstehen sie bei *D.* durch die Immigration der Follikelzellen in die oberflächliche Schicht des Dotters, so dass sie hier aus der Verwandlung und nicht aus der Vermehrung der Follikelzellen resultiren.

[1] Recherches etc. (s. oben pag. 496 Anm. 1) pag. 272 ff..

Weder bei *D.* noch bei den anderen Synascidien habe ich die mitotische Theilung der Follikelzellen wenigstens in der Richtung beobachtet, welche auf die Entstehung der Kalymmocyten aus dieser Theilung hinweisen könnte. 2) Das Follikelepithel von *D.* spaltet sich meist in eine äußere und eine innere Schicht, wie es bei *C.* und *S.* der Fall ist; ich kann immer nur eine Schicht, und zwar die, welche dem secundären Epithel von Julin entspricht, unterscheiden. 3) Das Schicksal des Follikelepithels von *D.* weicht von dem von *S.* bedeutend ab, und dieser Unterschied lässt sich vielleicht durch die eigenthümliche Eiablage von *D.* erklären. Während nämlich das Ei von *S.* nebst dem es umhüllenden inneren Follikelepithel in die Eierstockshöhle fällt und von dort in die Brutkammer gelangt, schnürt sich das von einem Theil der mütterlichen Haut (Ektoderm) umgebene Ei von *D.* vom Mutterleibe ab und gelangt dann außerhalb desselben in die Cellulosehülle hinein. Demgemäß wird das äußere Follikelepithel von *S.* von den umgebenden Mesenchymzellen aufgefressen, während es bei *D.* intact bleibt und allmählich einer regressiven Metamorphose unterliegt. Obwohl die Cellulosehülle von *D.* eine ansehnliche Menge freie Zellen enthält, deren phagocytäre Thätigkeit bereits von mehreren Seiten bewiesen worden ist, so habe ich doch nie eine Phagocytose in Bezug auf die Follikelzellen oder Ektodermzellen beobachtet; überhaupt habe ich nie die freien Zellen in der Nähe des Eies angetroffen, sondern die allmähliche Abplattung der Follikelzellen mit vollkommener Deutlichkeit gesehen und diesen Process bis zu dem Stadium verfolgt, wo die Zellen der beiden Hüllen (des Follikelepithels und des Ektoderms) sich in 2 äußerst feine, beinahe homogene, zusammengeklebte Hüllen verwandeln und dann vollständig verschwinden. 4) In Folge der eben hervorgehobenen Eigenthümlichkeiten von *D.*, namentlich des Fehlens des inneren Follikelepithels und des ziemlich frühzeitigen Verschwindens der äußeren Hüllen, bietet das abgelegte Ei wichtige Unterschiede von dem der anderen Ascidien dar. Es ist nämlich nackt, während es bei den anderen Ascidien von den mehr oder minder dicken Hüllen bedeckt wird. An Stelle der letzteren entwickelt sich um die Eizelle von *D.* eine Schicht Gallertsubstanz, welche die Kalymmocyten einschließt und sich später in die Grund- oder Gallertsubstanz des Cellulosemantels verwandelt. Es ist sehr wahrscheinlich, dass diese Umhüllung der Eizelle durch die Gallertsubstanz die spätere Existenz des Follikelepithels überflüssig macht. Die Eizelle scheint durch die gallertige Hülle zur Genüge geschützt zu sein.

Der Dotter. In Beschaffenheit und Bau unterscheidet sich der Dotter von *Didemnum* von dem von *Diplosoma* und der anderen Synascidien schon auf den ersten Blick dadurch, dass er fast homogen erscheint. In den gehärteten und durchschnittenen Eiern habe ich nie Dotterkörner angetroffen. Trotz der scheinbaren Homogeneität des Dotters kann man doch darin bei starker Vergrößerung die schon oben erwähnten Substanzen, eine feinkörnige und eine homogene, unterscheiden. Die letztere bildet die Grundsubstanz des Dotters und stellt den eigentlichen Deutolecith oder Nahrungsdotter dar; die erstere hat die Form eines weitmaschigen Netzes, welches die Grundsubstanz nach allen Richtungen durchsetzt. Sie stellt den Protolecith oder Bildungsdotter dar und besteht aus feinen Fäden, die vom Eicentrum, d. h. von dem Keimbläschen, nach der Peripherie sich strahlenförmig ausbreiten und durch eben so feine Querfäden verbunden sind. Das in dieser Weise entstandene Netz, welches den Nahrungsdotter nach allen Richtungen durchsetzt, ist um das Keimbläschen viel enger, als an der Peripherie (vgl. Fig. 66 β und γ). Die Fäden des Protolecithes reichen bei den jungen Eiern bis zur Oberfläche und treffen hier mit den Zellen des Follikelepithels zusammen (Fig. 66A). Sobald aber die Kalymmocyten sich zu einer regelmäßigen Schicht an der Peripherie des Dotters angeordnet haben, ziehen sich die Fäden von der Peripherie nach dem Innern zurück. In den peripheren Theilen sind dann keine Fäden mehr vorhanden, während sie im Centrum ein reiches Netz bilden. Es tritt so ein bedeutender Unterschied in dem Bau des peripherischen und des centralen Theiles des Eies hervor: jener, der die Kalymmocyten enthält, ist fast homogen (Fig. 66 β, *Gal*), während der centrale ein feines Protolecithnetz enthält (Fig. 66 β, *Dt*). Die Grenze zwischen den beiden Dottertheilen ist im Stadium der Fig. 66 β nicht scharf ausgeprägt, man erkennt sie aber doch da, wo die Fäden aufhören; sonst gehen die beiden Substanzen in einander über. Die Kalymmocyten sind in diesem Stadium sternförmig und dringen mit ihren Fortsätzen in die periphere Schicht des Dotters hinein. In dem folgenden Stadium (Fig. 66 γ) ändert sich das Bild bedeutend: die Scheidung des Dotters in 2 Schichten ist nun ganz vollendet. Zwischen den beiden früher erwähnten vermeintlichen Dotterschichten hat sich eine feine Membran (Fig. 66 γ, *Dtm*) gebildet, welche den centralen Theil des Dotters umhüllt und von dem peripheren vollständig trennt. Von nun ab geht die Entwicklung dieser beiden Theile verschieden vor sich: der centrale bleibt als Dotter bestehen

und lässt in sich die beiden früher erwähnten Substanzen, das Proto- und das Deutolecith, erkennen, der periphere hingegen verwandelt sich in die äußere Eihülle, wird gallertig, vollkommen homogen und nimmt in sich die Kalymmocyten auf. Diese haben inzwischen ihre verästelte Gestalt in eine ovale umgewechselt. Die eben erwähnte Gallerte um das Ei will ich als Eigallerte bezeichnen; ihr späteres Verhalten weist darauf hin, dass sie die Grundsubstanz des Cellulosemantels bildet, obwohl sie jetzt noch keine Cellulosereaction zeigt.

Aus dieser Darstellung der Differenzirung des Dotters ergiebt sich, dass die Eigallerte durch die Scheidung der ursprünglichen Dottermasse in zwei Schichten, eine centrale und eine peripherische, entstanden ist; desshalb muss man die Eigallerte als einen Theil des Dotters betrachten. Zu diesem Schluss kommt man in der That, wenn man ganz objectiv die Veränderungen des Dotters beobachtet, ohne sich auf die Beziehungen desselben zu den anderen Zellen, welche die Eizelle umgeben, näher einzulassen. Es ist aber eine andere Möglichkeit der Entstehung der Eigallerte vorhanden: sie könnte statt durch die Schichtung des Dotters durch eine Ausscheidung der in der Peripherie des Dotters liegenden Kalymmocyten geschehen. Dieser Process hat Vieles zu seinen Gunsten in der Entwicklungsgeschichte des Eies und ist aus folgenden Gründen sehr wahrscheinlich: 1) differenzirt sich die Gallerte erst nach der Bildung der Kalymmocyten und wird auch mit den Kalymmocyten zusammen von der Eizelle abgetrennt; 2) erkennt man bei der Bildung der Gallerte eine obwohl nicht ganz scharfe Grenze zwischen ihr und der Dottermasse; die Grenze ist namentlich dadurch angedeutet, dass die Protoplasmafäden gerade an der Grenze der Gallerte aufhören und nicht hineindringen; 3) muss ich hervorheben, dass die Gallerte im Laufe der Ontogenese wächst und an einigen Stellen verdickt, an anderen dagegen sehr dünn erscheint. Die verdickten Stellen enthalten immer die meisten Kalymmocyten. Dieser Umstand, sowie das Wachsthum der Gallerte und ihre localen Verdickungen können besser durch die Thätigkeit der Kalymmocyten als durch irgend eine andere Ursache erklärt werden.

Die Umbildung des Keimbläschens. Das Keimbläschen der jungen Eizelle (Fig. 66 *a*, *Kb*) ist kugelrund und stellt eine Blase dar, welche von einer feinen Nucleomembran begrenzt ist und im Inneren das bekannte Chromatinnetz und den Kernsaft enthält. An dem einen Pole findet man immer, als einen ziemlich bedeutenden

soliden und stark tingirbaren Körper, den Keimfleck (*Kf*). Das Chromatinnetz ist sehr reich und mit der Membran des Keimbläschens verbunden. In den gefärbten Präparaten ist die achromatische Substanz der jungen Eier ganz blass, erst später wird sie ebenfalls stark tingirbar. Was die Nucleomembran betrifft, so habe ich sie bei *Didemnum* einfach gefunden, während Julin[1] bei *Styelopsis* deren zwei beschreibt. Dieser Unterschied findet vielleicht in der Verschiedenheit unserer Untersuchungsmethode seine Erklärung.

Im Stadium B (Fig. 66 *β*) ist das Keimbläschen bedeutend verändert: es hat seine ursprüngliche regelmäßige, runde Gestalt verloren und sich in einen unregelmäßigen, ovalen Körper verwandelt (*Kb*). Die Nucleomembran ist dabei geschrumpft und stellt nun einen welligen Contour des Keimbläschens dar. Diese Veränderungen stehen offenbar mit den chemischen Veränderungen der achromatischen Substanz in Zusammenhang: diese hat sich in eine dickflüssige und stark tingirbare Substanz umgewandelt; in Folge dessen ist sie sehr stark geschrumpft und hat offenbar dadurch auch die Schrumpfung der Nucleomembran hervorgerufen. Die übrigen Theile des Keimbläschens bleiben aber ziemlich unverändert. Man erkennt im Inneren den Keimfleck, der seine ursprüngliche Größe beibehält, und das Chromatinnetz, welches nur etwas spärlicher als früher entwickelt erscheint, aber ziemlich scharf hervortritt. Die Theilung des Chromatinnetzes in einzelne Chromosomen ist in diesem Stadium noch nicht geschehen, sondern tritt erst dann hervor, wenn das Keimbläschen vom Centrum der Eizelle nach der Peripherie wandert, um sich an der Bildung der Polzellen zu betheiligen. In dieser Periode, von der mir nur das Schlussstadium zur Beobachtung vorlag, muss auch die Theilung der primären Chromosomen geschehen.

Das an der Peripherie des Eies angelangte Keimbläschen ist in Fig. 67 (*Kb*) abgebildet, welche einen Theil des Eies im Beginn der Bildung der Polzellen bei starker Vergrößerung (Zeiss, Imm. $^1/_{12}$ + Oc. 2) darstellt. Es nimmt dabei eine sternförmige Gestalt an und lässt an seiner Oberfläche keine Grenzmembran unterscheiden. Es besteht aus einer offenbar durch die Verwandlung des Kernsaftes entstandenen tingirbaren Substanz und aus dem Chromatin, das in 8 Chromosomen zerfallen ist. Diese, von denen einige über einander liegen, sind gekrümmt und eigentlich in zwei Reihen angeordnet, von

[1] Structure etc. (s. oben pag. 496 Anm. 2).

denen die äußere ihrer Lage nach vermuthlich zur Bildung des Kernes der 1. Polzelle beitragen wird.

Die Bildung der Polzellen habe ich nicht beobachtet. Das eben betrachtete Stadium, sowie das Stadium γ (Fig. 66) lässt aber darauf schließen, dass dieser Vorgang keine besonderen Abweichungen von dem für andere Thiere bekannten zeigt. Es bilden sich bei *Didemnum* 2 Polzellen, welche im Stadium γ bereits vollkommen fertig erscheinen. Diese beiden Zellen (Fig. 66 γ, *Pz*) liegen in einer Dottergrube in der Celluloseschicht des Eies, zwischen den Kalymmocyten, und sind von der Eizelle durch die Dottermembran abgetrennt. Da die Bildung der 1. Polzelle (Fig. 67) in dem Stadium beginnt, wo noch keine Dottermembran vorhanden ist, so darf man schließen, dass die Membran nicht eher als nach der Abtrennung der 1. Polzelle, möglicherweise aber erst nach der Bildung der 2. auftritt. Die beiden Polzellen, die zwischen den Kalymmocyten liegen, lassen sich sehr gut durch die Beschaffenheit ihrer Kerne von den Kalymmocyten unterscheiden. Ihre Kerne sind nämlich bohnenförmig und treten an den Präparaten wegen ihrer stärkeren Färbung sehr deutlich hervor. Ich konnte in ihnen kein Chromatinnetz und keinen Kernsaft unterscheiden; sie erscheinen fast homogen.

Nachdem die Polzellen gebildet sind, wandert das Keimbläschen resp. der Eikern ins Innere des Eies zurück. Er nimmt im Stadium γ eine excentrische Lage an und stellt einen verästelten, beinahe sternförmigen, membranlosen Körper dar, in welchem man den Kernsaft und die Chromatinsubstanz leicht erkennen kann. Letztere erscheint in Form eines kleinen Knäuels, in welchem — wenigstens mit der Imm. $^1/_{12}$ von Zeiss — die einzelnen Chromosomen sehr schwer zu unterscheiden sind (Fig. 66 γ, *Wp*).

Das Ei, von dem die Rede ist, befindet sich im Stadium der Befruchtung. Der Eikern ist an den den Polzellen entgegengesetzten Pol verdrängt und bildet das Centrum, von welchem die Protolecithfäden radial nach allen Seiten des Dotters sich ausbreiten. Auf der geraden Linie, welche die Polzellen mit dem Eikern verbindet, liegt ein kleines Körperchen, welches seinem Bau nach dem Eikern ähnelt, sich aber davon durch seine geringere Größe unterscheidet (Fig. 66 γ, *Mp*). Es besteht ebenfalls aus einer homogenen Substanz, in welcher ein kleiner Knäuel von Chromatin liegt. Dieses Körperchen, welches offenbar alle Merkmale eines Kernes hat, kann nichts Anderes als der männliche Kern sein. Es ist allseitig von den Protolecithfäden umgeben oder richtiger davon umsponnen. Die

Verbindung des männlichen Kernes mit dem weiblichen kam mir nicht zu Gesicht, eben so wenig das Stadium des Eindringens des Spermatozoons und seiner Verwandlung in den männlichen Kern.

Schließlich muss ich bemerken, dass ich nie ein Centrosoma neben dem Kern beobachtet habe. In dieser Beziehung stimme ich mit den Angaben von JULIN, welcher bei *Styelopsis grossularia* zu denselben Schlüssen kommt, vollkommen überein.

Furchung. Über die Furchung habe ich keine speciellen Beobachtungen angestellt, und zwar desswegen, weil die Untersuchung dieses Processes für den Hauptzweck meiner Arbeit, nämlich für die Organogenese, nicht unumgänglich nothwendig erschien, und weiter desswegen, weil die Untersuchung der gefurchten Eier in toto einige unüberwindliche Schwierigkeiten darbietet. Die Eier von *Didemnum* sind klein und färben sich während der Furchung sehr schlecht. Die Untersuchung der Schnitte aber ohne vorherige Orientirung an den ganzen Eiern giebt keine sicheren Anhaltspunkte für das Verständnis der Lage der Blastomeren. Die Stadien, die ich an Schnitten zu beobachten Gelegenheit hatte, zeigen, dass die Furchung bei *Did.* sich sehr wenig von der bei *Diplosoma* unterscheidet. Fig. 69 stellt einen Schnitt durch ein in Zweitheilung begriffenes Ei dar. Der Furchungskern hat sich bereits getheilt, und man sieht 2 ovale Kerne, die von einem Protoplasmahof umgeben sind. In den Kernen kann der intensiv gefärbte Kernsaft von den Chromatinfäden unterschieden werden. Die beiden verästelten Protoplasmahöfe sind durch einen feinen Faden mit einander verbunden. Der Nahrungsdotter ist noch nicht getheilt, und nur auf der Oberfläche des Eies zieht sich eine seichte Furche hin, die dem Verbindungsfaden der Protoplasmahöfe gegenüber liegt und die Richtung der Theilungsebene bezeichnet. Aus dem Bilde, welches der in Rede stehende Schnitt darstellt, darf man schließen, dass nach der Theilung des Furchungskernes die der Protoplasmahöfe anfängt und ihrerseits die des Nahrungsdotters hervorruft.

Das Ei ist stellenweise durch die Eigallerte mit den darin eingeschlossenen Kalymmocyten bedeckt und von der Follikelhaut eingeschlossen. Die Zellen der letzteren sind hier und da noch ziemlich groß und cubisch (Fig. 69 *Fol*), meistens aber abgeplattet. Das unmittelbar folgende Stadium der Viertheilung (Fig. 70) bietet außer der bedeutend fortgeschrittenen regressiven Vorgänge in der Follikelhaut nichts Bemerkenswerthes dar. Die Follikelhaut und die ihr

anliegende Ektodermhülle sind sehr stark abgeplattet und lassen nur an einigen Stellen den zelligen Bau erkennen.

Die zwei weiteren Stadien, die ich hier zum Beweise der Ähnlichkeit der Furchung von *Didemnum* mit der von *Diplosoma* anführe, zeigen die Epibolie. Der Längsschnitt (Fig. 71) ist von dem Ei, bei welchem die Epibolie eben erst beginnt. Von den 7 im Längsschnitt getroffenen Zellen gehören 4 kleinere dem Ektoderm an; sie liegen den 3 entodermalen Zellen dicht an. Die Furchungshöhle fehlt bei *Did.* genau wie bei *Diplosoma*. Das Ei ist von einer Cellulosemasse bedeckt, welche sich an dem einen Pole ansammelt, an der übrigen Oberfläche hingegen nur als dünne Schicht hervortritt. Die Kalymmocyten sind nur in dem verdickten Theile der Eigallerte angehäuft. Die Vergleichung dieses Stadiums mit den folgenden weist darauf hin, dass die Ansammlung der Gallerte und der Kalymmocyten immer an den Seitentheilen und am hinteren Eipole auftritt. Das stimmt mit den Verhältnissen, welche wir bei der Entwicklung von *Diplosoma* aus einander gesetzt haben, vollkommen überein. Die Ektodermzellen sind nicht gleichmäßig auf die Entodermmasse vertheilt. Unser Längsschnitt zeigt, dass die Ektodermscheibe sich nach vorn weiter vorgeschoben hat, als nach hinten; die Epibolie geht hier, wie bei *Dipl.* auf dem vorderen Pole viel schneller als auf dem hinteren vor sich und bedingt auch hier die excentrische Lage des Blastopors, welche für *Dipl.* und die anderen Ascidien charakteristisch ist.

Fig. 72 stellt einen Längsschnitt durch eine weiter fortgeschrittene epibolische Gastrula dar. Das Entoderm ist beinahe vollständig von den Ektodermzellen umwachsen, welche den vorderen Theil vollständig bedecken und auf die Rückenseite des Eies übergehen. Der hintere Theil ist ebenfalls von den Ektodermzellen bedeckt, aber diese wandern nicht auf die Rückenseite, sondern halten sich an der Grenze derselben auf. Desswegen nimmt der Blastopor eine excentrische Stellung in der Nähe des hinteren Endes des Eies an, welches auch durch die Wucherung der Gallerte ausgezeichnet ist.

b. Bildung und Schluss der Nervenrinne. Entoderm und Mesoderm (Taf. 21 Fig. 73—79).

Nervenrinne. Der jüngste Embryo aus der ersten Zeit nach der Furchung ist in Fig. 73 im Längsschnitte abgebildet. Das Ei ist oval, besteht noch aus großen Zellen und lässt noch keine

Anlagen der Organe unterscheiden. Die Ektodermzellen (*Ec*) sind beinahe auf der ganzen Oberfläche ziemlich gleich groß, ausgenommen einige am hinteren Ende des Embryos. Hier nämlich unterscheidet man leicht 3 Zellen, welche durch ihre bedeutendere Größe sich vor den übrigen auszeichnen (Fig. 73 *Np*). Die Untersuchung der Querschnitte aus einem ziemlich gleichen Embryo zeigt, dass gerade an derselben Stelle die Anlage der Nervenrinne auftritt, die sich durch die bedeutendere Größe ihrer Zellen vom übrigen Ektoderm unterscheiden lässt. Desswegen werde ich diese Reihe von großen Nervenzellen als Nervenanlage bezeichnen. Sie nimmt im Längsschnitte einen kleinen Theil der Rückenfläche des Embryos ein und ist nach vorn ziemlich scharf abgesetzt.

Die Querschnitte Fig. 74—74 B sind einem etwas älteren Embryo entnommen. Der Unterschied in der Entwicklung scheint aber nicht allzu groß zu sein, indem die Nervenanlage ebenfalls nur einen kleinen Theil des Embryos einnimmt, obwohl sie bereits die Nervenrinne darstellt. Diese tritt nur in den beiden hintersten Schnitten (Fig. 74 *Nr*) hervor, in dem weiter vorn (Fig. 74 A, *Np*) geführten Schnitte hingegen ist die Nervenanlage flach und stellt die Nervenplatte dar, und im 6. Schnitte (Fig. 74 B) ist überhaupt keine Anlage zu unterscheiden. Die Nervenplatte (Fig. 74 A, *Np*) lässt sich durch ihre bedeutend größeren Zellen von dem umgebenden Ektoderm unterscheiden. Die Zahl ihrer Zellen ist ziemlich schwer zu bestimmen. Wahrscheinlich ist sie ursprünglich geringer, als später, und die Zellen der Nervenplatte vermehren sich wohl durch Theilung; dafür spricht wenigstens das Vorkommen von verlängerten Kernen in einigen Zellen, was auf die Vermehrung derselben hinweist. In der Nervenplatte finde ich höchstens 5 Zellen, in der Nervenrinne dagegen 6. Die Randzellen der Nervenrinne werden von den anliegenden Ektodermzellen bedeckt, und aus der Lage dieser Zellen ist es sehr wahrscheinlich, dass der Druck, welchen sie auf die Zellen der Platte ausüben, die Einstülpung der letzteren und ihre Verwandlung in die Rinne bedingt. Da die Randzellen des Ektoderms mit den Randzellen der Nervenplatte verwachsen sind, so ist es sehr wahrscheinlich, dass jene bei ihrem Wachsthum gegen die Körperachse hin auf die letzteren drücken und die Krümmung und den Verschluss der Nervenrinne veranlassen.

Die Ausbildung der Nervenrinne schreitet allmählich von hinten nach vorn zu fort. Fig. 75 stellt einen Längsschnitt durch ein Ei dar, wo die Rinne bereits bis zur Hälfte ihrer Länge geschlossen ist.

Die vordere Grenze des Nervenrohres ist durch die Einkerbung des Ektoderms angedeutet. Der Verschluss der Nervenrinne kann aber an Längsschnitten nicht genau verfolgt werden, dagegen recht gut an Querschnitten durch solche Eier, wo der vordere Theil der Rinne noch offen ist. Ein solches Stadium stellt das eben beschriebene Ei (Fig. 75) dar. Ich habe eine ziemlich ununterbrochene Serie Querschnitte von einem solchen Ei erhalten und 4 davon in Fig. 76—76 C abgebildet. Ihre Untersuchung zeigt folgenden Bau der Nervenrinne resp. des Nervenrohres. In dem vordersten der 3 Schnitte (Fig. 76) ist die Rinne (*Nr*) noch weit offen und besteht aus 5 Zellen, von welchen 4 den Boden bilden und durch ihre bedeutende Größe sich von der 5. am Rande liegenden Zelle unterscheiden. Diese ist von den angrenzenden Ektodermzellen bedeckt. Die Rinne bekommt dadurch eine asymmetrische Gestalt; die Asymmetrie ist aber nur scheinbar, denn an der entgegengesetzten Seite der Rinne trifft man eine kleine Zelle (Fig. 76 *) an, welche zwar mit den anderen Ektodermzellen in einer Reihe liegt, aber später von ihnen überwachsen wird und in die Wand der Nervenrinne eingeht. In dem unmittelbar nach hinten folgenden Schnitte (Fig. 76 A) ist diese Zelle bereits von der anliegenden Ektodermzelle überwachsen und nach innen geschoben (Fig. 76 A *). Ihr gegenüber liegt ein Stück der im vorhergehenden Schnitte sichtbaren Zelle, so dass der Querschnitt der Rinne hier aus 6 Zellen besteht. Die Rinne ist bedeutend verengt, aber noch nicht ganz geschlossen. Das geschlossene Rohr trifft man erst 3 Schnitte weiter nach hinten an: es ist ganz symmetrisch und besteht im Querschnitte aus 6 Zellen, welche zu je 3 die beiden Seitenhälften ausmachen (Fig. 76 B, *Nro*). Die äußeren Zellen sind kleiner als die inneren und von den abgeplatteten Ektodermzellen bedeckt. Aus der Lage dieser Zellen ist zu schließen, dass sie aus den vorher erwähnten Randzellen des Ektoderms (Fig. 76 u. 76 A) entstanden sind. Die Abflachung der das Nervenrohr bedeckenden Ektodermzellen findet darin ihre Erklärung, dass das Wachsthum des Ektoderms über die Nervenrinne und folglich auch der Verschluss der letzteren nicht durch Theilung der Ektodermzellen, sondern durch ihre Ausbreitung auf der Oberfläche zu Stande kommt.

Der Verschluss der Nervenrinne weicht bei *Didemnum* von dem bei *Diplosoma* ab: hier wird sie ja[1] durch eine Randzelle des Ekto-

[1] W. Salensky, Beiträge etc. 1. *Diplosoma Listeri*. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 11. Bd. 1894 pag. 368ff. (pag. 403).

derms, welche ich Dachzelle genannt habe, verschlossen, bei *Did.* hingegen sind 2 Randzellen vorhanden, und in Folge davon besteht das Nervenrohr aus 6 Zellenreihen, während bei *Dipl.* nur 5 da sind. Dies beweist nur, dass die Zahl der in die Anlage des Nervensystems eingehenden Zellenreihen nicht ganz constant bleibt und bei einander nahen Arten mehr oder minder bedeutenden Schwankungen unterliegt.

Der Verschluss der Rinne führt endlich zur Bildung eines axialen geraden Nervenrohres, welches noch lange an seinem vorderen Ende durch den Neuroporus offen bleibt. Der vordere Theil desselben (Fig. 77 *Nro*) ist schon in diesem Stadium etwas weiter, als der hintere, welcher an seinem Ende des Lumens entbehrt und einen Strang darstellt.

Entoderm. Es bildet eine solide Masse, deren Zellen im Rückentheile des Embryos kleiner als im Bauchtheile und im hinteren Theile sind (Fig. 75 u. 76—76 C, *En*). Die wichtigsten Vorgänge, welche sich jetzt im Entoderm abspielen, sind mit der Bildung der Chorda verbunden. Diese ist erst im Stadium der Schwanzbildung (Fig. 77) differenzirt und tritt alsdann deutlich hervor. Früher konnte ich sie als ein gesondertes Organ nicht wahrnehmen; doch habe ich im Entoderm einige Vorgänge beobachtet, welche ganz entschieden mit der Bildung der Chorda in Zusammenhang stehen und eine besondere Besprechung verdienen. Betrachtet man die hinteren Schnitte durch das oben beschriebene Stadium (Fig 76 C), so trifft man daselbst folgende interessante Bauverhältnisse des Entoderms an. Es stellt wie in den übrigen Körpertheilen eine solide Masse dar, die ventral aus größeren polygonalen Zellen besteht und dorsal in die beiden kleinzelligen Mesodermplatten (*Msp*) ohne deutliche Grenze übergeht. Zwischen letzteren und genau unter dem Nervenrohr, welches hier kein deutliches Lumen besitzt, ordnen sich die Entodermzellen zweireihig (*Ch*) an und stellen ein Gebilde dar, dessen Ähnlichkeit mit einem Sacke, dessen Höhlung reducirt ist, sehr stark ist. In diesem axialen Theil des Entoderms, welcher die Anlage der Chorda darstellt, lassen sich 6 in 2 Reihen angeordnete Zellen unterscheiden. Die oberen von ihnen sind kürzer als die unteren, wodurch das ganze Gebilde eine dreieckige Gestalt bekommt; die unteren liegen den Zellen des centralen Theiles des Entoderms an, welches aus verschieden gestalteten, größtentheils polygonalen Zellen zusammengesetzt ist.

Obwohl ich leider keine Übergangsstadien zwischen dieser an-

scheinenden Chordaanlage und den weiteren Stadien finden konnte, so halte ich diesen axialen Entodermvorsprung doch für die Anlage der Chorda, und zwar aus folgenden Gründen: 1) stimmt seine Lage mit der der Chorda vollkommen überein. Die Chorda tritt zuerst im hinteren Theile des Embryos auf; der axiale Entodermvorsprung wird ebenfalls nur dort wahrgenommen. Die axiale Lage ist für die beiden hier in Betracht stehenden Gebilde charakteristisch. 2) Stimmt der Bau der Chorda mit dem des axialen Vorsprungs ebenfalls überein. Die Chordazellen sind wie die des axialen Vorsprungs in 2 Reihen angeordnet. Allerdings sind auch Unterschiede zwischen den beiden Gebilden vorhanden und betreffen hauptsächlich die Zahl und Größe der Zellen: die Chorda besteht aus 4 Zellenreihen, welche ziemlich symmetrisch zur Längsachse derselben angeordnet sind; in dem axialen Vorsprung treffen wir 6, die zu 3 an derselben Stelle liegen. Ferner sind die Chordazellen viel größer als die des axialen Vorsprunges. Indessen kann der erste von diesen beiden Unterschieden entweder dadurch erklärt werden, dass nicht alle 6 Zellenreihen des axialen Vorsprungs zur Bildung der Chorda verbraucht werden, oder dass sich beim Wachsthum der Chorda die Zellen so verschieben, dass aus der sechsreihigen Anlage der Chorda die vierreihige resultirt. Der zweite Punkt hat viel weniger Bedeutung, denn die verhältnismäßig ansehnliche Größe der Chordazellen in den späteren Stadien ist natürlich durch ihr Wachsthum zu erklären. Die Chorda von *Clavellina*, welche nach Seeliger[1] bereits in der Gastrula angelegt sein soll, besteht aus Zellen, die sich in Größe zuerst gar nicht von den übrigen Entodermzellen unterscheiden, später aber sie übertreffen. Das kann auch bei *Didemnum* der Fall sein, denn die Chordazellen wachsen bekanntlich bei allen Ascidien außerordentlich stark.

Die eben hervorgehobene Entwicklung der Chorda ist theoretisch von großer Bedeutung. Die Anlage der Chorda und die der Mesodermplatten bei *Did.* haben dieselbe Lage zu einander wie die Chorda und die Cölomsäcke der Wirbelthiere. Auch die Beziehungen dieser Organe zum Entoderm sind denen bei den Wirbelthieren vollkommen ähnlich. Die Ähnlichkeit des eben angeführten Querschnittes mit dem typischen Querschnitt durch den Embryo von *Amphioxus* bei der Bildung der Chorda und der Cölomsäcke ist auffällig. Stellte

[1] O. Seeliger, Die Entwicklungsgeschichte der socialen Ascidien. in: Jena. Zeit. Naturw. 18. Bd. 1885 pag. 45ff. (pag. 54).

man sich vor, dass der Embryo von *A.* in dem entsprechenden Stadium seine Entodermhöhle verlöre, so erhielte man eine vollkommene Identität seines Querschnittes mit dem durch den Embryo von *Did.* Andererseits ist der eben citirte Querschnitt durch *D.* auch den Querschnitten durch *Clavellina*, welche VAN BENEDEN & JULIN[1] zur Erläuterung der Bildung der Chorda und der Cölomsäcke zeichnen, sehr ähnlich. Der Unterschied zwischen diesen und den meinigen besteht nämlich darin, dass dort Chordahöhle und Cölomhöhlen vorhanden sind, bei *D.* aber fehlen. Die Angaben von B. & J. werden bekanntlich von DAVIDOFF[2] nicht bestätigt, der ja die Existenz des Cöloms und der Mesodermplatten bei *Clavellina* in Zweifel zieht, indessen wird die Homologie der Mesodermplatten der Ascidien mit den Cölomsäcken der Wirbelthiere doch kaum dadurch erschüttert. Die Homologie der Chorda der Ascidien mit der der Wirbelthiere ist auch kaum zu bezweifeln.

Die Abtrennung der Chorda vom Entoderm kommt erst dann zu Stande, wenn der Embryo die Anlage des Rumpfes und des Schwanzes unterscheiden lässt. Er hat alsdann (Fig. 77) eine birnförmige Gestalt angenommen und ist in seiner inneren Organisation bedeutend fortgeschritten. Die Chorda (*Ch*) tritt als ovaler, im hinteren Drittel des Leibes liegender Körper hervor, welcher seitlich von den beiden Mesodermplatten begrenzt ist, vorn aber ohne scharfe Grenze in das Entoderm übergeht. Bei der totalen Ansicht lassen sich in der Chorda 2 Reihen von stark verbreiterten, aber ziemlich kurzen Zellen unterscheiden. Die frontalen Schnitte aus demselben Stadium (Fig. 79 *Ch*) bestätigen diese zweireihige Anordnung der Zellen. Aus der Betrachtung der Querschnitte ergiebt sich aber, dass die Chorda nicht aus 2, sondern aus 4 Zellreihen besteht, welche in einer oberen und einer unteren Schicht zu je 2 Lagen angeordnet sind. Im hinteren Theile des Embryos (Fig. 78 D, *Ch*) ist diese Anordnung ziemlich regelmäßig, so dass die Chorda aus 2 zu beiden Seiten der Längsachse verlaufenden Hälften zusammengesetzt zu sein scheint. Freilich ist diese Symmetrie nicht ganz pünktlich ausgeprägt, indem die inneren Grenzen der Zellen nicht vollkommen mit der Längsachse des Körpers zusammenfallen; jedoch bleibt die Zahl der Zellen und ihre annähernd symmetrische Anordnung zu beiden Seiten der Längsachse für die

[1] Recherches etc. (s. oben pag. 496 Anm. 1) Taf. 8 Fig. 3 *d* und 4 *e*.

[2] M. v. DAVIDOFF, Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der *Distaplia* etc. 2. Abschnitt. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 9. Bd. 1891 pag. 533ff. (pag. 601—611).

Chorda charakteristisch (Fig. 78 B, C u. D, *Ch*). Im vorderen Theile, wo die Chorda ins Entoderm übergeht (Fig. 78 B), hört die symmetrische Anordnung allmählich auf: einige Zellen wachsen stark aus und verschieben ihre Nachbarn. Noch weiter vorn, über die vordere Grenze der Chorda hinaus, nehmen die Entodermzellen ihre charakteristische polygonale Gestalt an.

Aus den eben aus einander gesetzten Verhältnissen wird ersichtlich, dass die Chorda nicht scharf vom Entoderm abgegrenzt ist, sondern vorn damit zusammenfließt. Dieses Verhalten tritt an den ganzen Embryonen und den frontalen Schnitten noch deutlicher hervor.

Die Grenze zwischen Rumpf und Schwanz ist in diesem Stadium äußerlich nicht angedeutet, innen aber sind beide Körpertheile schon gut gesondert, und die Grenze zwischen ihnen entspricht der Stelle, wo die beiden Mesodermplatten der Chorda anliegen, wo, wie weiter gezeigt wird, die Sonderung der Mesodermplatten in einen Rumpf- und in einen Schwanztheil beginnt. In Fig. 77 ist diese Grenze durch eine punktirte Linie angegeben. Aus der angeführten Abbildung ist ersichtlich, dass das vordere Viertel der Chorda noch im Rumpfe liegt. Das vordere Ende der Chorda ist vom Entoderm nicht scharf abgegrenzt. Die ihm anliegenden Entodermzellen unterscheiden sich durch ihre abgeplattete Form von den übrigen und stellen so einen Übergang zwischen den Chorda- und den Entodermzellen dar. Je näher sie der Chorda liegen, desto mehr ähneln sie den Chordazellen (Fig. 77 *En*, *Ch*). Offenbar liegt an der vorderen Grenze der Chorda die Stelle, wo die Verwandlung der Entodermzellen in die Chordazellen vor sich geht. Von hier aus wächst auch die Chorda wenigstens so lange, bis sie sich vom Entoderm vollständig abtrennt und als ein selbständiges Organ auftritt. Auch dieses Verhalten der Chorda zum Entoderm tritt in den frontalen Schnitten (Fig. 79) noch deutlicher hervor: im hinteren Theile des Schnittes sieht man die regelmäßig angeordneten Chordazellen (*Ch*); vor dem Chordaende sind die axialen Entodermzellen (*En*) zwar größer als die seitlichen und den Chordazellen ähnlich, aber nicht so regelmäßig angeordnet, wie die letzteren.

Mit der Abgrenzung des Rumpfes vom Schwanz bildet sich auch das Schwanzentoderm. Es ist ein kurzer, nur im Schwanze liegender und aus 2 Zellenreihen bestehender Strang. In den Querschnitten (Fig. 78 D) erscheint es als 2 unter der Chorda liegende, cubische Zellen, die durch ihre eigenthümlichen zackigen Kerne sich

von den angrenzenden Zellen unterscheiden (Fig. 78 D, *Swen*). Es ist in diesem Stadium mit dem Rumpfentoderm verbunden.

Mesoderm. Meine Untersuchungen über die Entwicklung des Mesoderms beziehen sich nur auf die Vorgänge im gefurchten Ei. Ob man bei *Didemnum* schon während der Furchung die Zellen unterscheiden kann, welche die Anlage des Mesoderms darstellen, wie es bei *Diplosoma* der Fall ist, kann ich nicht entscheiden, da ich nur einzelne Furchungsstadien beobachtet habe, wo noch keine Mesodermzellen zu sehen waren. In den jüngsten von mir beobachteten Stadien ist das Mesoderm mit dem Entoderm ganz innig verbunden, so dass keine Grenze zwischen diesen beiden Keimblättern nachzuweisen ist, und das Mesoderm erscheint als ein Theil des Entoderms. Dies schließt aber die Möglichkeit nicht aus, dass das Mesoderm viel früher, schon bei der Furchung, in Form von besonderen Zellen angelegt wird, und dass die Abkömmlinge dieser Zellen sich später dem Entoderm dicht anschließen. Das jüngste Stadium, in dem ich das Mesoderm vom Entoderm zu unterscheiden vermag, ist das, wo die Nervenrinne bereits beinahe die Hälfte ihrer Länge erreicht hat. Seitlich von ihr liegt ein Haufen Zellen (Fig. 75 *Msp*), welche sich durch ihre geringere Größe von den Entodermzellen unterscheiden. Dieser Haufen ist aber äußerlich vom Entoderm nicht scharf abgegrenzt. Die Querschnitte durch einen etwas jüngeren Embryo lassen jedoch erkennen, dass das Mesoderm aus 2 symmetrischen Zellenhaufen besteht, die zu beiden Seiten der Nervenrinne liegen (Fig. 74 A, *Msp*) und nur im hinteren Theile des Embryos vorhanden sind. Ihre vordere Grenze fällt mit der vorderen Grenze des Nervenrohres zusammen, und ihr weiteres Wachsthum nach vorn geht auch mit dem des Nervenrohres parallel vor sich. In dem vor der Nervenrinne geführten Schnitte (Fig. 74 B) sind keine Mesodermzellen sichtbar. Was den Bau der Mesodermplatten betrifft, so ist er dem des Entoderms vollkommen ähnlich: sie bestehen aus denselben polygonalen Zellen, die sich aber durch ihre Kleinheit von den Entodermzellen unterscheiden. Dorsalwärts und seitlich sind die Mesodermplatten vom Entoderm ziemlich deutlich abgegrenzt; ventral hingegen ist ihre Grenze sehr schwer zu erkennen, denn hier gehen die Platten allmählich ins Entoderm über. Es ist auch schwer anzugeben, aus wie vielen Schichten die Platten zusammengesetzt sind: auf der linken Seite des Schnittes (Fig. 74 A) kann man 2, auf der rechten stellenweise 3, stellenweise nur eine einzige unterscheiden.

Die beiden Mesodermplatten sind im nächsten Stadium sehr wenig verändert. Sie sind nämlich vom Entoderm immer nur seitlich getrennt und gehen ventral ununterbrochen darin über (Fig. 76, 76A, B, *Msp*). Ihre vordere Grenze fällt wiederum mit der des Nervenrohres zusammen: an den Querschnitten trifft man die Platten nur in der Region des Nervenrohres an. In dem vordersten Schnitte (Fig. 76), welcher in der Höhe der Nervenrinne geführt ist, sind die Platten undeutlicher als im mittleren und im hinteren Leibestheile. In Folge der wahrscheinlich nicht vollständig senkrechten Richtung des Schnittes fand ich die Platten nur links entwickelt; auf der entsprechenden rechten Seite liegen die großen Entodermzellen. Die Untersuchung der vor der Nervenrinne geführten Schnitte, in denen die Platten fehlen, zeigt, dass in dem Schnitte (Fig. 76) ihre vordere Grenze getroffen ist. Was den inneren Bau der Platten betrifft, so muss man eine ziemlich bedeutende Zellvermehrung notiren, in Folge deren die Platten schärfer als früher hervortreten. Sie sind aber ziemlich dünn und bestehen größtentheils nur aus 2 Zellschichten, die aber nicht überall gleichmäßig vertheilt sind. Die ventrale Grenze der Platten tritt erst nach der Bildung des Nervenrohres und nach der Differenzirung der Chorda dorsalis, nämlich im Stadium der Fig. 77 deutlich hervor. Die beiden Platten (Fig. 77 *Msp*) sind nun auch in den ganzen Embryonen leicht zu erkennen; sie liegen zu beiden Seiten des Entoderms von hinten ab bis ungefähr zu dem vorderen Ende des Nervenrohres. Bei der Betrachtung der ganzen Embryonen sieht man schon, wie die Platten in einen vorderen (*Rms*) und einen hinteren (*Sms*) Theil zerfallen. Jener, welchen ich als Rumpfmesoderm bezeichne, liegt zu beiden Seiten des Entoderms; dieser ist nur im Schwanztheile verbreitet und mag desswegen Schwanzmesoderm genannt werden; er liegt zu beiden Seiten der Chorda dicht an (vgl. Fig. 77, wo die Grenze zwischen den beiden durch eine punktirte Linie angegeben ist). Die Untersuchung der Querschnitte lässt aber erkennen, dass die Mesodermplatten die Chorda seitlich bedecken und nur ventral frei lassen.

Der Bau der Mesodermplatten, so weit er sich aus der Untersuchung von Querschnitten erkennen lässt, kann folgendermaßen gefasst werden. In den vordersten, durch den vorderen Rand der Platten geführten Schnitten liegen sie an den Seitentheilen des Entoderms und sind vom Nervenrohr durch eine ziemlich bedeutende Strecke der Entodermzellen getrennt (Fig. 78 A, *Rms* + *Sms*). In dem weiter nach hinten geführten Schnitte (Fig. 78 B), wo das

vordere Ende der Chorda getroffen ist, sind die Muskelplatten dorsalwärts gewachsen: sie nehmen nicht nur die Seitentheile, sondern auch den Rückentheil des Embryos ein und schließen sich daselbst dem Nervenrohr an, umfassen von den Seiten die Chorda dorsalis und breiten sich nach der Bauchseite aus, bis sie medioventral zusammenfließen. Das Entoderm ist also auf diesem Schnitte vollständig von den Platten umwachsen. An der unteren Grenze der Chorda tritt eine Verdickung (Fig. 78 B) der Platten auf, welche auch eine kleine Strecke weit den unteren Theil der Chorda umfasst. Diese Verdickung theilt die beiden Platten in eine dorsale und eine ventrale Abtheilung. Die letztere, welche eine bedeutende Länge erreicht und ventral mit ihrem Antimer zusammenfließt, erscheint in dem darauffolgenden Schnitte (Fig. 78 C) bedeutend verkürzt und kommt weiter hinten überhaupt nicht mehr vor. Die dorsale Abtheilung der Platten setzt sich nach hinten fort und geht in das Schwanzmesoderm über. Jede von den beiden Platten, welche hinten nur aus der dorsalen Abtheilung bestehen, krümmt sich im Schwanztheile um die Chorda herum und umfasst sie vollständig. Dies ist für die Platten charakteristisch.

Fassen wir alle Resultate der Untersuchung der Querschnittserie zusammen, so können wir die Form des Mesoderms in dem jetzigen Stadium uns wie folgt vorstellen. Das Rumpf- und das Schwanzmesoderm sind nur die Theile einer und derselben gemeinschaftlichen Anlage, welche die Form von 2 seitlichen, vom Entoderm getrennten Platten annimmt. Jede Platte ist birnförmig, nämlich im Rumpftheile weit, im Schwanztheile plötzlich schmal. Die beiden Platten treffen ventral zusammen und verwachsen daselbst.

c. Bildung der Seitenschläuche, der axialen Darmhöhle und des Kiemenschlauches. Prägastrales Entoderm. Anlage der Gehirnblase. Bildung der peribranchialen Einstülpungen. Umwandlung der Mesodermplatten (Taf. 21 und 22, Fig. 80—88).

Bildung der primären Darmhöhle. Das Vorkommen einer epibolischen Gastrula bei *Didemnum* weist schon darauf hin, dass die Darmhöhle durch Spaltung des soliden Entoderms entstehen muss. Die ersten Spuren der Differenzirung des Entoderms, welche zur Bildung der Darmanlage führt, können schon vor der Bildung des Schwanzes nachgewiesen werden. Sie bestehen in der eigenthümlichen Anordnung der Entodermzellen da, wo später die

Darmhöhle zum Vorschein kommt. Die Entodermzellen unmittelbar unter dem Nervenrohr werden nämlich cylindrisch und ordnen sich in eine Reihe, so dass unter dem Nervenrohr eine epithelartige Entodermplatte entsteht, die ich Darmplatte nenne; sie stellt die Anlage des Darmepithels dar (Fig. 80 *Dp*). Zwischen dem eben erwähnten Epithel und den übrigen Entodermzellen ist noch keine Höhle vorhanden. Diese tritt in dem nächsten Stadium auf, und zwar zuerst nicht axial, unter dem Darmepithel, sondern in den lateralen Theilen des Entoderms. Fig. 81 ist ein frontaler Längsschnitt durch den Embryo, wo die Bildung dieser lateralen Theile der Darmhöhle begonnen hat. Der Schnitt ist nicht ganz symmetrisch geführt, so dass nur eine von beiden Höhlen getroffen ist. Man sieht im axialen Theil des Embryos die Darmplatte (Fig. 81 *Dp*), die sich weiter nach den Seiten des Entoderms verfolgen lässt. Auf der einen Seite (Fig. 81 *Dsh*) erhebt sich die Darmplatte kuppelförmig und begrenzt von oben eine kleine Höhle, deren Boden noch durch die undifferenzirte Entodermmasse gebildet wird. Obwohl auf der anderen Seite diese Höhle nicht getroffen ist, so tritt doch die epithelartige Anordnung der Entodermzellen auch hier sehr deutlich hervor. Die beiden Höhlen sind die Anlagen der beiden Seitenschläuche der primären Darmhöhle, welche die Anlagen des Kiemendarmapparates repräsentiren. Nach dem eben beschriebenen Präparat ist es nicht schwer zu entscheiden, ob die beiden Seitenhöhlen durch Spaltung der Entodermmasse oder durch die Erhebung der epithelartigen Entodermschicht, eine Art Faltung der Darmplatte entstanden sind. Letztere Entwicklungsart scheint desshalb die richtige zu sein, weil das Epithel der Seitenschläuche in continuirlichem Zusammenhange mit der Darmplatte steht, und weil die Seitenschläuche nur von der Rückenseite durch epitheliale Zellen begrenzt sind. Sind die beiden Seitenhöhlen einmal gebildet, so stellen sie die Ausgangspunkte dar, von denen aus die Bildung der Darmhöhle weiter, und zwar zunächst axialwärts, fortschreitet. Obwohl im nächsten Stadium (Fig. 82) die beiden lateralen Höhlen (*Dsh*) noch nicht axial verbunden sind, so kann man aus ihrer Richtung gegen die Längsachse des Körpers, sowie aus der Anordnung der axialen Zellen der Darmanlage (*Dat*) doch schließen, dass die Vereinigung der Höhlen bald geschehen wird. Die beiden Seitenhöhlen sind nämlich mit ihren Spitzen axialwärts gerichtet; diese gehen unmittelbar in die Grenzlinie des axialen Darmepithels und des Entoderms über, so dass, wenn wir uns nur vorstellen, dass die Seitenhöhlen sich etwas weiter axialwärts ver-

breiteten, ihre Vereinigung im axialen Theile des Embryos und die Bildung der axialen Darmhöhle die Folge sein würde. Dieser Process scheint aber ziemlich langsam vor sich zu gehen, da die axiale Darmhöhle erst bei Embryonen mit ziemlich langem Schwanze auftritt.

Die Untersuchung der ersten Stadien der primären Darmhöhle bietet bedeutende technische Schwierigkeiten dar, die hauptsächlich dadurch bedingt sind, dass die Höhle im compacten Entoderm entsteht und schon in ihrer Anlage eine complicirte Gestalt hat. Die Form der Seitenschläuche und ihr Verhältnis zur axialen Darmhöhle könnte am besten aus den Längsschnitten erkannt werden, jedoch ist es immer ziemlich schwierig, die Grenzen der Darmanlage von der sie umgebenden Entodermmasse zu bestimmen. Ist aber einmal die Höhle ausgebildet, so werden die Präparate vollkommen deutlich. Fig. 83 stellt einen sagittalen Schnitt durch einen Embryo dar, wo der Schwanz bis zum hinteren Drittel der Bauchfläche reicht. Der Schnitt hat den rechten Seitenschlauch und die axiale Darmhöhle getroffen. Letztere (Fig. 83 *Dat*) liegt dorsal unter dem Ektoderm und ist nur ganz vorn hohl. Nach hinten zu setzt sie sich in eine feine Spalte fort, welche nur stellenweise erweitert ist. Ihr hinteres Ende schließt sich dem vorderen Ende der Chorda an. Die Verbindungsstelle der axialen Darmhöhle mit dem Seitenschlauche (Fig. 83 *Mgs*) ist im Schnitte nicht getroffen, so dass der Seitenschlauch als eine der axialen Darmhöhle anliegende Zellengruppe erscheint. Diese ist dorsal etwas erweitert, ventral schmal und abgerundet. In ihrem erweiterten hinteren Ende erkennt man eine kleine lückenförmige Höhle, die axialwärts in eine feine, in die axiale Darmhöhle mündende Spalte übergeht. Der vordere Theil des Seitenschlauches lässt keine Höhle erkennen, jedoch weist die epithelartige Anordnung seiner Zellen auf die begonnene Spaltung hin.

Vergleicht man nun diese Form der Darmhöhle mit der Form des Entoderms aus dem Stadium, wo noch keine Höhle darin entwickelt war, so kann man leicht in letzterem die Stellen auffinden, welche als Anlagen für die einzelnen Abtheilungen der Darmhöhle dienen. Im Stadium der Fig. 77 ist das Entoderm birnförmig; nach vorn ist es stark erweitert, nach hinten verengt und geht ganz hinten unmittelbar in die Chordaanlage über. Der vordere Theil des Entoderms stellt nun die Anlage der beiden Seitenschläuche und der axialen Darmhöhle, welche aus der Vereinigung dieser beiden

entsteht, dar. Der hintere Theil wird von der Chordaanlage abgesetzt, bleibt aber noch lange als besonderer, ziemlich geräumiger Sack bestehen, welcher der Chorda dicht anliegt und desshalb als Chordasack (Fig. 83 *Chs*) bezeichnet werden mag. Topographisch ist er nichts Anderes als der hintere Fortsatz der axialen Darmhöhle.

Die beiden Seitenschläuche, ein rechter und ein linker, treten zunächst in dem Rückentheile des Embryos auf und sind anfänglich einander ziemlich gleich. Etwas später (Fig. 83) breiten sie sich etwas nach den Seiten und unten aus und stellen eigentlich die Anlagen des Darmcanals dar. Sie sind denen von *Diplosoma* vollkommen homolog, und desshalb werde ich sie mit den gleichen Namen bezeichnen. Der rechte Schlauch bildet nämlich die Anlage des Magens, der linke die des Darmes; desshalb werde ich den ersten Magenschlauch (Fig. 83 *Mgs*), den zweiten Darmschlauch nennen (Fig. 84 *Ds*).

In den jüngeren Stadien, wo die Höhlen des primären Kiemendarmapparates noch sehr klein sind, kann man die einzelnen Theile desselben an den ganzen Embryonen nur schwer unterscheiden. Sie treten am schärfsten auf den Querschnitten hervor, während sie auf den Längsschnitten meistens nur theilweise getroffen sind. Bei der Betrachtung der etwas weiter ausgebildeten Embryonen (Fig. 85) kann man schon von außen her die Theile der primären Darmhöhle sehr deutlich unterscheiden. Ein solcher Embryo ist in Fig. 85 und 85 A von der rechten und von der linken Seite abgebildet. Die Form der Darmhöhle erscheint nun ganz symmetrisch. Von beiden Seiten sieht man zunächst die axiale Darmhöhle (Fig. 85, 85 A, *Dat*), die nach hinten in den Chordasack (*Chs*) übergeht. Rechts ist dann der Magenschlauch (*Mgs*), links der Darmschlauch (*Ds*) zu sehen, welche beide eine ziemlich gleiche Gestalt besitzen; der Darmschlauch ist offenbar schon jetzt etwas kürzer als der Magenschlauch, ihm aber vollkommen gleich gebaut.

Die Untersuchung der Schnitte aus den bis jetzt betrachteten, sowie auch aus den älteren Embryonen lässt die Verhältnisse der primären Darmhöhle zum Entoderm näher bestimmen. Die beiden Seitenhöhlen des primären Darmes sind von Anfang an nur dorsal von einer distincten Epithelschicht begrenzt; ihre vordere oder ventrale Wand ist noch gar nicht differenzirt, da sie aus einer Masse polygonaler Zellen besteht, welche das Entoderm zusammensetzen. Je mehr die Seitenschläuche wachsen, desto mehr breitet sich ihre

Epithelschicht lateral- und ventralwärts aus, und so ist ihre äußere Wand immer ein Epithel. Ihre innere Wand hingegen behält ziemlich lange (Fig. 97, 98) ihr früheres Verhältnis zum Entoderm bei und ist durch die undifferenzirte Entodermmasse gebildet. Diese bleibt also mit der Darmhöhle lange Zeit verbunden, hängt ihr von der Bauchseite gerade zwischen den beiden Seitenschläuchen an und setzt sich nach vorn, unter der axialen Darmhöhle in einen bedeutenden Zellenklumpen fort. Die primäre Darmhöhle scheint dieser undifferenzirten Entodermmasse wie aufgesetzt und damit fest verwachsen zu sein. Nachdem nun die Differenzirung der unteren Wand in den verschiedenen Abtheilungen der Darmhöhle eingetreten ist, trennt sich das Entoderm von der Darmhöhle ab und liegt in der Leibeshöhle des Embryos frei. Diesen bei der Bildung der Darmhöhle unverbrauchten Theil des Entoderms werde ich prägastrales Entoderm nennen (Fig. 85, 87 etc., *Pgen*). Es stellt einen soliden Klumpen dotterreicher Zellen dar, welcher keine active Rolle bei der Bildung der Organe spielt und später in Zellen zerfällt.

Nachdem die beiden Seitenschläuche der primären Darmhöhle gebildet sind, treten in ihnen wichtige Vorgänge auf, welche zur Bildung eines Paares neuer Schläuche führen, die ich als Kiemenschläuche bezeichnen will, und zwar desswegen, weil sie ihrer Lage nach dem Kiemenschlauch der *Diplosoma*-Embryonen vollkommen entsprechen. Bei *Didemnum* bilden sich 2 Kiemenschläuche, anstatt des einen, der bei *Dipl.* beschrieben wurde, und sie bieten auch in ihrer Entwicklung einige nicht unwesentliche Abweichungen von ihm dar. Während bei *Dipl.* nämlich der Kiemenschlauch ziemlich früh erscheint und aus dem vorderen Theile der axialen Darmhöhle entspringt, kommen die Kiemenschläuche bei *Did.* später als die beiden Seitenschläuche zum Vorschein, nämlich erst dann, wenn diese bereits ziemlich weit entwickelt sind. Dies stört aber die Homologie der beiden in Betracht stehenden Organe durchaus nicht, indem die Kiemenschläuche von *Did.* trotz ihres verhältnismäßig späteren Auftretens sich aus denselben (oder wenigstens aus nahestehenden) Theilen der primären Leibeshöhle wie bei *Dipl.* bilden.

Ich konnte nicht genau ermitteln, ob die beiden Kiemenschläuche von *Did.* gleichzeitig oder nach einander angelegt werden. Die Präparate, nach denen ich darüber urtheilen könnte, weisen mehr darauf hin, dass zuerst der eine, nämlich der rechte, zum Vorschein kommt. Damit stimmt auch die ungleiche Größe der beiden Schläuche in den etwas späteren Stadien überein. Der rechte Kiemenschlauch

(Fig. 87 *Kschr*) ist zunächst eine kleine Ausstülpung der Wand der primären Darmhöhle gerade an der Grenze der axialen Darmhöhle und des Magenschlauches. Durch die Größe der Zellen dieser Ausstülpung lässt sich ziemlich leicht die Frage beantworten, von welchem der beiden angrenzenden Theile, der axialen Darmhöhle oder dem Magenschlauch, sie gebildet wird. Die Zellen des erstgenannten Theiles sind klein, die des Magenschlauches hoch und cylindrisch; die Anlage des Kiemenschlauches besteht aus kleinen cubischen Zellen und muss desswegen der axialen Darmhöhle angehören. Die Ausstülpung, aus der sich der rechte Kiemenschlauch bildet, ist kuppelförmig und enthält eine kleine Höhle, die sich in den Magenschlauch öffnet. Etwas später (Fig. 88 *Kschr*) wächst der Kiemenschlauch bedeutend aus, liegt dem Magenschlauch dicht an und ist ein krummer Blindschlauch mit sehr enger, spaltförmiger Höhle. Seine Spitze reicht schon bis zur Spitze des Magenschlauches, in dessen Höhle er durch eine etwas weitere Öffnung mündet.

Anlage der Gehirnblase. Wir haben die Anlage des Nervensystems in dem Zustande verlassen, wo es ein gerades, vorn etwas erweitertes Rohr darstellt. Die vordere Erweiterung ist die Anlage der Gehirnblase und öffnet sich nach außen. Die weitere Entwicklung besteht in dem Wachsthum der Gehirnblase, welche am Ende dieser Periode schon einen bedeutenden Umfang erreicht (Fig. 85 *Gb*). Es ist bemerkenswerth, dass der Schluss des Neuroporus erst in das Stadium der Bildung der Gehirnblase fällt. Bei den Embryonen, welche bereits einen langen Schwanz haben, ist die Stelle, wo der Neuroporus geschlossen ist, noch sehr deutlich (Fig. 86 A, *Npr*); es ergiebt sich ferner aus dieser Figur, dass der Neuroporus nicht genau am vordersten Ende der Gehirnblase, sondern dass vor ihm noch ein Stück des Nervenrohres liegt. Die vordere Fortsetzung des Nervenrohres (Fig. 86 A, *Tr*) ist die Anlage des Trichters. Die Lage des Neuroporus hinter dem vorderen Ende der Gehirnblase habe ich nicht nur bei *Didemnum*, sondern auch bei *Diplosoma* angetroffen[1], wo die Gehirnblase ebenfalls einen kleinen Blindsack, die Anlage des primären Trichters, nach vorn schickt.

Von den anderen Vorgängen in dieser Periode sei das Auftreten der ersten Pigmentzelle in der Wand der Gehirn- oder Sinnesblase erwähnt. Sie kommt eigentlich sehr früh, nämlich wenn noch keine Darmhöhle gebildet ist, zum Vorschein. Im Stadium der Fig. 80

[1] Beiträge etc. (s. oben pag. 506 Anm. 1) pag. 411.

zeichnet sich schon eine der Zellen der Gehirnblase durch ihre bedeutende Größe (*Chz*) vor den anderen aus; sie enthält dann aber noch kein Pigment, erweist sich jedoch aus dem Vergleich mit den späteren Stadien als die Anlage der Pigmentzelle. Im Stadium der Bildung der peribranchialen Einstülpungen ist sie bedeutend gewachsen (Taf. 22 Fig. 90 A, *Chz*). Sie ist birnförmig und ragt mit ihrem ausgebuchteten Theil in die Höhle der Gehirnblase. Auch ihr Kern liegt nicht in der Reihe der Kerne der übrigen Zellen, sondern ist ebenfalls gegen die Höhle der Gehirnblase verschoben. Er ist von den im Protoplasma angesammelten Pigmentkörnern umhüllt. Diese Zelle ist die Anlage der Chorioidea, und desswegen will ich sie Chorioideazelle nennen. Ihr gegenüber tritt in der unteren Wand der Gehirnblase eine andere Zelle hervor, welche ebenfalls durch ihre Größe ausgezeichnet ist und die Otolithenzelle (Fig. 90 *Otz*) darstellt. Dies sind die einzigen histologischen Vorgänge, die sich in dieser Periode abspielen. Wegen der unbedeutenden Entwicklung des Pigmentes ist die Gehirnblase von außen noch nicht bemerkbar.

Bildung der peribranchialen Einstülpungen. Die Anlagen der Peribranchialsäcke treten bei *Didemnum* als 2 Einstülpungen des Ektoderms, die peribranchialen Einstülpungen, in dem Stadium auf, wo die primäre Darmhöhle einen bedeutenden Umfang erreicht hat, und können wegen ihrer bedeutenden Größe in den ganzen Embryonen sehr gut erkannt werden (Fig. 89 *Pben*). Sie liegen am hinteren Leibesende zu beiden Seiten des Nervenrohres, der Austrittsstelle der Seitenschläuche von dem axialen Darmschlauche gegenüber, und stellen zwei kuppelförmige (Fig. 89, 90 *Pben*), weit geöffnete Einstülpungen dar. Ihre Wand ist sehr dick und aus cylindrischen Ektodermzellen zusammengesetzt. Ihr Boden wird von sehr großen, säulenförmigen Zellen gebildet, welche nach dem Rande zu in kleinere übergehen, die sich allmählich mit den Ektodermzellen der Leibeswand ausgleichen. Es ergiebt sich bei aufmerksamer Betrachtung der ganzen Embryonen, dass die peribranchialen Einstülpungen bereits früh etwas nach vorn gerichtet sind. Später spricht sich diese Richtung noch schärfer aus, und durch sie wird die hintere Stellung ihrer Verschlussöffnungen bedingt.

Die beiden peribranchialen Einstülpungen liegen der Wand der primären Darmhöhle dicht an; da sie bei ihrem Wachsthum einen gewissen Druck auf sie ausüben, so erscheint die Darmwand, die ihrem Boden anliegt, grubenförmig vertieft; vor jeder peribranchialen

Einstülpung bildet sie eine Aussackung (Fig. 89 *Kr*), welche der vorderen Wand derselben anliegt. Diese Aussackungen, die jetzt noch ziemlich flach sind, nehmen mit dem Wachsthum der peribranchialen Einstülpungen immer zu und sind eben diejenigen Theile des Kiemensackes, die später mit den Peribranchialsäcken verwachsen und in sie durch die primären Kiemenspalten oder Kiemenstigmen durchbrechen. Ich werde sie als Kiemenrohre bezeichnen.

Umbildung der Mesodermplatten. Nachdem durch das Auftreten des Schwanzes die beiden Mesodermplatten sich in den Rumpf- und den Schwanztheil getrennt haben, geht die weitere Entwicklung in beiden ganz verschieden vor sich. Das Schwanzmesoderm, welches als 2 einschichtige Zellplatten die Chorda umgiebt, verwandelt sich ausschließlich in die Muskelzellen, und diese Umbildung kommt erst später zu Stande. Das Rumpfmesoderm stellt ebenfalls 2 Platten dar, die zu den Seiten der Darmhöhle liegen; diese Platten sind aber mehrschichtig, und ihre weitere Umwandlung ist ganz verschieden von der der Schwanzmuskelplatten. Wenn die Darmhöhle noch unbedeutend entwickelt ist, und der Schwanz als kleiner plumper Anhang auftritt, ist die Verbindung zwischen den Zellen der Rumpfmesodermplatten bereits ziemlich lose geworden. Man trifft schon einige Zellengruppen (Fig. 84 *Rms*) an, die sich von der übrigen Mesodermmasse abzutrennen beginnen. Dies ist das erste Zeichen des Zerfalls in den Mesodermplatten, welcher ziemlich schnell vor sich zu gehen scheint, da bei den etwas älteren Embryonen, bei denen die Bildung der primären Darmhöhle bereits vollendet ist, an Stelle der Mesodermplatten nur noch einzelne Mesenchymzellen vorhanden sind, die sich frei in der Leibeshöhle bewegen (Fig. 88A, *Ms*). Sie sammeln sich stellenweise in kleinen Gruppen an, größtentheils aber sind sie zwischen den Organen des Embryonalleibes zerstreut.

d. Verschluss der peribranchialen Einstülpungen; Bildung der primären Kiemenspalten. Veränderungen in der primären Darmhöhle. Differenzirung des Nervenrohres. Saugnapfförmige Organe (Taf. 22 Fig. 91—97).

Verschluss der peribranchialen Einstülpungen und Bildung der primären Kiemenspalten. Die peribranchialen Einstülpungen bleiben nur während verhältnismäßig kurzer Zeit offen; ihre Öffnungen werden ziemlich früh verschlossen, und sie verwandeln sich in die Peribranchialsäcke. Dieser Vorgang ist morphologisch sehr

wichtig, indem er mit der Bildung der ersten Kiemenspalten in Zusammenhang steht.

Bei der Beschreibung der jungen Stadien der peribranchialen Einstülpungen habe ich besonders auf die Richtung derselben aufmerksam gemacht. Von Anfang an stehen die Achsen der Einstülpungen etwas schief zu der sagittalen Achse des Embryos: sie sind nach vorn und seitwärts gerichtet. Indem sie in dieser Richtung weiter wachsen, werden ihre nach hinten gewandten Öffnungen in Folge der Annäherung ihrer Lippen immer kleiner, bis endlich die Lippen zusammentreffen, und die Öffnungen sich schließen. Jede Öffnung schließt sich selbständig; sie verschmelzen also bei *Didemnum* nicht und bilden daher auch nicht wie sonst bei den einfachen und socialen Ascidien die Cloacalhöhle. Die Cloacalöffnung entsteht hier ganz selbständig und steht zu den Öffnungen beider Einstülpungen in keiner Beziehung.

Fig. 90—95 erläutern den ganzen Entwicklungsgang der peribranchialen Säcke. Die beste Vorstellung von der Lage beider Einstülpungen gewinnt man durch die Betrachtung der ganzen Embryonen von unten (Fig. 94 *Pbenr*, *Pbenl*). Sie erscheinen hier als birnförmige, gegen einander unter einem spitzen Winkel stehende offene Blasen, die nach vorn erweitert sind und hinten durch kleine Öffnungen ausmünden (Fig. 94 *Pbro*). Die beiden Öffnungen stehen ziemlich weit von einander ab. Es ergiebt sich aus der Betrachtung der Längsschnitte und der ganzen Embryonen, dass die Wand der peribranchialen Einstülpungen aus cylindrischen Zellen besteht, die bedeutend kleiner als in den früheren Stadien sind. An der Einmündungsstelle derselben (Fig. 91, 93 *Pbro*) treffen ihre Randzellen zusammen, so dass sie nur zu verwachsen brauchen, um die Einstülpungen vom Ektoderm zu trennen und in die Peribranchialsäcke umzubilden.

Das Wichtigste, was die peribranchialen Einstülpungen in diesem Stadium zeigen, ist offenbar ihre Beziehung zur Darmhöhle. Ich habe schon oben pag. 520 die Aussackungen der Seitenwand der Darmhöhle (Fig. 89 *Kr*) notirt und sie als Kiemenrohre bezeichnet; sie liegen der vorderen Wand der peribranchialen Einstülpungen dicht an. Im Stadium der Fig. 94 sind sie stark gewachsen (Fig. 94 *Kr*) und können nicht nur in den Längsschnitten, sondern auch von außen her wahrgenommen werden. Sie erscheinen nämlich als conische Aussackungen des axialen Darmschlauches, die sich nach den beiden Seiten zu den entsprechenden Peribranchialsäcken hin richten. Indem

sie diese erreichen, liegen sie ihnen mit ihren etwas abgestumpften Spitzen dicht an. Die Stelle, wo die beiden Organe sich treffen, ist ungefähr in der Mitte der Länge jedes Peribranchialsackes und theilt ihn in einen vorderen und einen hinteren Theil, welche jeder für sich die Anlagen von zwei verschiedenen Abtheilungen des Peribranchialapparates zu bilden scheinen. Ich meine nämlich, dass der Theil des Peribranchialsackes nach vorn von der Berührungsstelle zum Kiementheil desselben wird, der nach hinten dagegen zur Ausbildung der Cloacalhöhle dient. Als ein Grund für diese Schlüsse dient mir die Lage der beiden Kiemenrohre, die offenbar der hinteren Grenze des axialen Darmschlauches resp. des Kiemensackes entspricht. Diese Stellung ist am besten aus dem Längsschnitte zu ersehen (Fig. 93). Die peribranchiale Einstülpung (*Pben*) liegt mit ihrem blinden Ende gerade dem hinteren Theile des axialen Darmschlauches an (*Dat*). Nach hinten von dem Berührungspunkte beider Organe liegt schon der Chordasack (*Chs*), welcher, wie oben bemerkt wurde, keinen Antheil an der Bildung des Kiemensackes nimmt und später obliterirt, so dass die Berührungsstelle der peribranchialen Einstülpungen mit dem Kiemensacke dem hinteren Rand desselben entspricht. Es folgt daraus, dass die beiden Ausstülpungen des Kiemensackes, welche wir als primäre Kiemenrohre bezeichnet haben, sich am hinteren Ende des Kiemensackes bilden, und dass die später aus ihnen entstehenden Kiemenspalten, die als primäre Kiemenspalten den übrigen gegenübergestellt werden müssen, auch am hinteren Theil des Kiemensackes liegen.

Wir haben in dem eben betrachteten Stadium die Vorbereitungen zu zwei wichtigen Vorgängen: zum Verschluss der peribranchialen Einstülpungen und zur Bildung des 1. Kiemenspaltenpaares. Beide treten ziemlich gleichzeitig auf. In dem ein wenig älteren Embryo, wo die peribranchialen Einstülpungen eben verschlossen sind (auf dem Präparate sieht man noch deutlich die Stelle, wo dies geschehen ist, Fig. 95*), brechen die Kiemenrohre in die neugebildeten Peribranchialsäcke durch. Fig. 95, 95 A, 95 B stellen 3 Längsschnitte durch einen solchen Embryo dar. Auf dem ersten Schnitte (Fig. 95) ist nur der Peribranchialsack getroffen, welcher eine von epithelialen Zellen begrenzte längliche Blase ist. Auf dem zweiten (Fig. 95 A) sind Peribranchialsack (*Pbsr*) und Kiemenrohr zusammen durchschnitten, doch sieht man die Verbindung ihrer Höhlen nicht. Der Schnitt Fig. 95 B ist gerade durch die Communicationsstelle beider Höhlen gegangen. Das kleine Stück des Peribranchialsackes (*Pbsr*)

ist theilweise vom entsprechenden Kiemenrohr bedeckt. Man sieht oben die Höhle des Kiemenrohres, unten die des Peribranchialsackes, und bei der richtigen Einstellung des Mikroskops schimmert die Communicationsstelle beider Höhlen durch, welche die 1. (primäre) Kiemenspalte darstellt.

Die Communication beider in Rede stehenden Organe sowohl wie die Form der letzten tritt am deutlichsten an den Querschnitten hervor, die in Fig. 97, 97 A und 96 abgebildet sind. Die beiden erstgenannten Figuren sind einem, die dritte einem anderen Embryo entnommen, die aber beide ziemlich mit einander übereinstimmen. Fig. 96 ist mit dem Immersionssystem abgebildet, um die Lage der Zellen, so wie die Betheiligung beider Organe bei der Bildung des 1. Kiemenspaltenpaares zu erläutern. Die Schnitte Fig. 97 und 97 A sind nicht ganz senkrecht durch den Leib des Embryos geführt. Auf dem ersten Schnitte liegen die beiden Peribranchialsäcke (*Pbsl*, *Pbsr*) in der Leibeshöhle frei; auf dem anderen ist nur am rechten die Stelle getroffen, wo er mit dem Kiemenrohr in Verbindung steht (Fig. 97 A, *Ksp*). Aus der Betrachtung von Fig. 96 ist ersichtlich, dass bei der Bildung dieser Kiemenspalte das Kiemenrohr die Hauptrolle spielt. Es wächst nämlich zum Peribranchialsacke hin, verlöthet sich damit und bricht endlich in seine Höhle durch. Das passive Verhalten des Peribranchialsackes, welches auch sonst schon aus den früher citirten Abbildungen ziemlich deutlich hervortritt, ist durch seine Form in dem jetzt in Betracht stehenden Schnitte klar genug. Die untere Wand des Peribranchialsackes liegt nämlich eine bedeutende Strecke der Wand des Kiemenrohres dicht an; das Kiemenrohr selbst setzt sich ziemlich scharf vom Peribranchialsacke ab, so dass zwischen beiden eine scharfe Grenze besteht, welche genau der Lage der 1. Kiemenspalte entspricht (in der Figur durch den Pfeil angedeutet).

Aus den eben betrachteten Erscheinungen geht hervor, 1) dass bei *Didemnum* ein Zustand vorkommt, wo der Embryo nur ein einziges Kiemenspaltenpaar besitzt, 2) dass dieser Zustand früh eintritt und, wie ich voraussetze, durch eine Reihe von Stadien von dem Erscheinen der übrigen Kiemenspalten getrennt ist, und 3) dass dieses 1. Paar sich durch seine Entstehung vor den übrigen, später erscheinenden Kiemenspalten auszeichnet und in Form von 2 geräumigen Aussackungen der Pharyngealhöhle angelegt wird. Die Wichtigkeit dieser Vorgänge für die Morphologie der Kiemen, so wie für die Phylogenese der Tunicaten, auf die ich später zurückkomme,

ist schon daraus ersichtlich, dass diese Erscheinungen an die Bildung der Kiemen der Appendicularien anknüpfen, welche als die der Urform der Tunicaten am nächsten stehenden Repräsentanten dieser Thiergruppe allerseits anerkannt werden.

Entwicklung der primären Darmhöhle während des Verschlusses der peribranchialen Säcke. Die wichtigsten Vorgänge, die sich jetzt in der Darmhöhle abspielen, beziehen sich hauptsächlich auf 1) die weitere Ausbildung des Kiemenschlauches und 2) die Annäherung des Magen- und des Darmschlauches, welche als der Anfang der späteren Verwachsung dieser beiden Theile betrachtet werden muss.

Was den Kiemenschlauch betrifft, so bleibt er während des Auftretens der peribranchialen Einstülpungen noch wie er war. Zur Zeit des Verschlusses dieser Organe hingegen wächst er etwas aus und kann bei den in toto betrachteten Embryonen (Fig. 92) sehr deutlich unterschieden werden. Er ist alsdann aber viel kürzer als der Magenschlauch, dem er anliegt, und weicht schon jetzt durch seine dünnen Wände davon ab.

Der Magen- und der Darmschlauch sind zur Zeit des Schlusses der peribranchialen Einstülpungen noch nicht ganz ausgebildet. Der Magenschlauch ist ein geräumiger Sack (Fig. 92, 93, 97 *Mgs*), der mit weiter Öffnung von der axialen Darmhöhle beginnt und nach unten wächst. Bei der Betrachtung der ersten Stadien der peribranchialen Einstülpungen habe ich schon bemerkt, dass die beiden erwähnten Seitenschläuche asymmetrisch sind, und dass der Magenschlauch viel mehr als der Darmschlauch entwickelt ist. Dieser Unterschied zwischen den beiden Schläuchen ist auch jetzt scharf ausgeprägt. Der Darmschlauch (*Ds*) ist viel kleiner als der Magenschlauch und von viel dünneren Wänden als dieser begrenzt. In beiden Schläuchen sind aber nur die äußeren Wände vollkommen differenzirt: die des Magenschlauches besteht aus hohen cylindrischen, die des Darmschlauches aus cubischen Zellen. Obwohl die inneren Wände beider Schläuche noch mit dem prägastralen Entoderm verschmolzen sind, so lassen sie sich doch schon von den Zellen desselben ziemlich deutlich unterscheiden (Fig. 97).

Differenzirung des Nervenrohres. Die wesentlichsten Fortschritte in der Entwicklung des Nervenrohres äußern sich in der weiteren Ausbildung der Sinnesblase und in der Anlage des Rumpfmarkes. Letzteres differenzirt sich aus dem Nervenrohr

dadurch, dass die ventrale Wand desselben sich zu verdicken beginnt. Die Verdickung wird durch die Vermehrung der Zellen des Nervenrohres hervorgerufen, wobei die Zellen von Anfang an sich in Fortsätze ausziehen und größtentheils eine spindelförmige Gestalt annehmen. Die Zellen des Rumpfmarkes liegen ziemlich dicht an einander und haben zwischen sich noch keine Punktsubstanz ausgebildet. Diese tritt aber schon im nächsten Stadium auf.

Wir haben die Sinnesblase verlassen, als sie sich zur Bildung der Chorioideafalte vorbereitet hatte; als Anlage derselben hatte sich eine Pigmentzelle an der Wand der Sinnesblase gebildet. Diese Zelle, die nun immer dunkler wird, ist der Ausgangspunkt für die Bildung der Chorioidea. Von der Stelle aus, wo sie sich in den eben betrachteten Stadien befand, stülpt sich jetzt die Wand der Sinnesblase ein, es bildet sich eine Falte, die ich bei den anderen Ascidien (*Distaplia*, *Diplosoma*) als Chorioideafalte bezeichnet habe. In keinem der von uns früher untersuchten Fälle konnte ich aber die Bildung dieser Anlage der Chorioidea so nett beobachten, wie bei *Didemnum*. Hier habe ich die ersten Stadien der Falte angetroffen und bin nun im Stande, meine damalige Behauptung von der Entstehung der Chorioidea in Form einer Falte mit voller Sicherheit zu bestätigen. Fig. 97 B stellt einen Querschnitt durch die Sinnesblase von demselben Embryo dar, von dem die Querschnitte Fig. 97 und 97 A herrühren. Vergleicht man diesen Querschnitt mit dem früher beschriebenen Stadium der Sinnesblase (Fig. 90 A), so kann man sich leicht über die Lage orientiren. Die in der Bildung begriffene Pigmentzelle der oberen Wand der Sinnesblase, die früher im Niveau der übrigen Wandzellen lag, ist nun nach innen eingestülpt (Fig. 97 B, *Chz*), ziemlich bedeutend gewachsen, oval geworden und mit Pigmentkörnern so stark gefüllt, dass ihr Kern nicht mehr erkannt werden kann. Mit dieser Zelle zusammen wandern einige benachbarte Zellen der Sinnesblase nach innen, bleiben aber ganz blass und durchsichtig und werden etwas kleiner als früher. Es bildet sich so die Chorioideafalte, welche die Anlage der Chorioidea darstellt (*Chf*) und aus 2 Blättern, einem pigmentirten und einem pigmentlosen, besteht. Nach Analogie mit den anderen Ascidien zu urtheilen, ist nur jenes die Anlage der Chorioidea, während dieses später feiner wird und wahrscheinlich zuletzt ganz schwindet. Die sich über die Chorioideafalte wie eine Kapsel erhebende Wand der Sinnesblase (Fig. 97 B, *Rt*) ist theilweise die Anlage der Retina (*Rt*), theilweise die der linsenbildenden Zellen (*Lz*).

Am Schluss der Beschreibung dieser Periode möchte ich noch die Bildung der saugnapfförmigen Organe erwähnen, die in derselben Weise wie bei *Diplosoma* angelegt werden. Sie erscheinen nämlich ziemlich früh als 3 kleine Gruben im Ektoderm und verweilen in diesem Zustande bis zum Schluss der beschriebenen Periode.

e. Die äusseren Veränderungen des Embryos. Bildung der Anhänge der Larve. Seitliche Ektodermgruben. Bildung des Darmcanals durch Verwachsung des Magen- und Darmschlauches. Verwandlung des Kiemenschlauches. Bildung des Pericardiums. Regressive Metamorphose des Chordasackes. Bildung der Cloacalhöhle und der cloacalen Einstülpung. Bildung der Kiemenstigmen. Definitive Entwicklung des Nervensystems. Anlagen der Knospen (Taf. 23 u. 24).

Die äußeren Veränderungen des Embryos. Bildung der Anhänge der Larve. Seitliche Ektodermgruben. Was die Form des Embryos betrifft, so sind ihre Veränderungen während der definitiven Entwicklung sehr einfach und stehen mit der Entwicklung einiger inneren Organe, hauptsächlich mit der des Darmcanals in Zusammenhang. Ich werde die Beschreibung mit dem Stadium beginnen, wo die saugnapfförmigen Organe bereits ziemlich bedeutend hervortreten und als 3 knopfförmige Auswüchse am vorderen Körperrande erscheinen (Taf. 23 Fig. 102, 102 A). Der Rumpftheil lässt einen vorderen und einen hinteren Abschnitt unterscheiden. Der letztere enthält die inneren Organe und stellt nun den eigentlichen Rumpf dar (Fig. 102 *Rf*), der erstere hat in seinem Inneren nur die Mesenchymzellen, die entweder zerstreut oder zu kleinen Gruppen vereinigt sind (*Ms*). Diesen Abschnitt werde ich nach dem Beispiel von Willey[1] als präoralen Lappen bezeichnen (Fig. 102 *Prl*). Er ist von dem eigentlichen Rumpfe durch eine Furche abgegrenzt und an seinem Vorderrande mit den oben erwähnten Saugnäpfen versehen. Er liegt über dem Endostyl und dem Kiemenschlauch und behält während seiner weiteren Verwandlungen dieselbe Lage bei, so dass, wenn der Endostyl später auf die Bauchseite des Embryos übergeht, ihm der präorale Lappen folgt und ebenfalls auf die Bauchseite zu liegen kommt.

[1] A. Willey, Studies on the Protochordata. 1. Part. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 34 1893 pag. 317 ff. (pag. 332—334).

Die weiteren Vorgänge im präoralen Lappen führen allmählich zur Verwandlung desselben in die verschiedenen Auswüchse, die theils als Anheftungsorgane, theils als Stolonen funktioniren. Die erst genannten Organe werden von den Saugnäpfen dargestellt, deren Entwicklung genau so verläuft wie bei *Diplosoma*. Sie erscheinen zuerst als Ektodermgrübchen, die sich später vom präoralen Lappen differenziren und eine schalenförmige Gestalt annehmen. Sehr bald ziehen sich ihre Basaltheile zu Stielen aus, und in diesem Zustande treffen wir sie namentlich in dem Stadium der Fig. 102 und 102A (*Sn*). Später wachsen ihre Stiele (Fig. 107) bedeutend aus und sind von den Köpfchen scharf abgesetzt. Jedes Köpfchen ist schalenförmig eingestülpt und trägt innen eine kleine Warze aus cylindrischen Zellen, die allmählich fast die ganze Höhle des Köpfchens ausfüllt. Wenn die Saugnäpfe bedeutend gewachsen sind, kommen die Anlagen der pelottenförmigen Organe zum Vorschein (Fig. 107 *Pt*). Sie treten als 4 ziemlich dicke, hohle und cylindrische Auswüchse des Ektoderms an der Basis der Saugnäpfe hervor und lassen ebenfalls einen Stiel und eine vordere Auftreibung erkennen. Letztere ist birnförmig und an ihrer Oberfläche wie ein Hufeisen eingestülpt. Sie entwickeln sich im Übrigen ähnlich weiter wie die Saugnäpfe: der Stiel verlängert sich und das Köpfchen bildet sich aus.

Die Entwicklung dieser beiden Anhänge des präoralen Lappens geht auf Kosten desselben vor sich. Je mehr sie wachsen, desto kleiner wird er, bis er endlich sich in 2 kleine hügelförmige Auftreibungen verwandelt, welche als Wurzel für die beiderlei erwähnten Anhänge dienen. Dabei verändert der Lappen mit den von ihm gebildeten Organen seine Lage: er rückt allmählich von vorn nach unten und kommt endlich an die Bauchseite, zwischen den später wie ein Hügel aufgetriebenen Kiemen- und Darmtheil des Embryonalleibes zu liegen (Fig. 109 *Pt*, *Sn*).

Außer den beiden hier erwähnten Organen, die bei *Didemnum* genau in derselben Weise wie bei *Diplosoma* angelegt werden und sich entwickeln, bildet sich bei *Did.* noch ein eigenthümlicher ektodermaler Anhang, welcher *Dipl.* fehlt. Er tritt ziemlich spät hervor und ist den pelottenförmigen Organen ähnlich angelegt. Bei einem ziemlich alten Embryo, der bereits die cloacale Einstülpung angelegt zeigt, tritt links im Ektoderm ein Hügel hervor (Fig. 108 *Lp*), der weiter nach oben wächst und sich in einen dreieckigen hohlen Lappen verwandelt (Fig. 109 *Lp*). Er ist mit seinem zugespitzten

Ende dem Leibe angeheftet und mit dem äußeren ausgebreiteten Theil nach hinten gebogen. Ich habe dies lappenförmige Organ auch bei den fixirten Larven aufgefunden, sein weiteres Schicksal ist mir aber unbekannt geblieben. Wahrscheinlich wandelt es sich in einen Stolo um.

Im larvalen sowohl als im ausgebildeten *Didemnum* kommen noch 2 Organe vor, die eine besondere Erwähnung verdienen. Es sind nämlich 2 am Kiementheile lateral gelegene Ektodermeinstülpungen, denen Lahille[1] eine hohe morphologische Bedeutung zuschreiben will. Er sagt: »Dans le développement des Didemnidae, on voit se produire latéralement au niveau du milieu du pharynx une invagination ectodermique, paire et symmétrique, qui correspond aux fentes branchiales des Appendiculaires.« Er meint weiter, dass diese Einstülpungen sich bedeutend erweitern und die peribranchialen Höhlen ausbilden; aber statt sich auf der Rückenseite zu vereinigen, obliteriren sie, während die cloacale Höhle unabhängig von ihnen aus einer anderen Ektodermeinstülpung entsteht. Dadurch will Lahille die angebliche Abtrennung der peribranchialen Säcke erklären. Diese Ansicht beruht aber auf einer ganz falschen Vorstellung von der Entwicklung der Peribranchialsäcke, deren Anlage Lahille sicherlich übersehen hat. Denn 1) sind die Peribranchialsäcke, wie oben gezeigt ist, viel früher als die vermeintlichen Ektodermeinstülpungen angelegt; 2) sei bemerkt, dass die cloacale Höhle durchaus nicht aus der cloacalen Einstülpung allein, sondern durch die Verschmelzung der beiden Peribranchialsäcke entsteht. Daraus folgt, dass diese Säcke nicht getrennt, wie Lahille meint, sondern durch die Cloacalhöhle vereinigt sind; 3) muss ich hervorheben, dass die beiden Ektodermeinstülpungen selbst nicht auf den Stellen der peribranchialen Einstülpungen, sondern viel weiter rückwärts davon auftreten. Dies Alles beweist die vollkommene Unabhängigkeit dieser Organe vom peribranchialen Apparat, mit dem sie in der That nichts zu thun haben.

Die lateralen Ektodermeinstülpungen, die ich als laterale Gruben bezeichnen will, treten erst spät auf. Sie erscheinen nämlich bei den Embryonen, wo bereits die Kiemenspalten ausgebildet sind, und die cloacale Einstülpung bedeutend gewachsen ist. Ihre Entwicklung geht sehr einfach vor sich: zunächst zeigen sich im

[1] F. Lahille, Recherches sur les Tuniciers des côtes de France. Toulouse 1890 (pag. 74—75).

Ektoderm ein paar Verdickungen (Fig. 111 *Lg*), und dann stülpen diese sich ein (Fig. 114A, 115 *Lg*). Die Wand dieser Einstülpungen besteht aus großen cylindrischen Zellen, die am Rande an Größe abnehmen. Damit schließt die ganze Entwicklung dieser Organe ab. Was ihre Rolle betrifft, so ist sie für mich vollkommen dunkel: sie stehen eigentlich in keiner Beziehung zu den inneren Organen des Embryonalleibes, kommen nur bei den Didemniden vor und bieten in ihrem Bau keine Anknüpfungspunkte an die Organe der übrigen Ascidien dar.

Verwachsung des Magens und Darmschlauches. Bildung des Darmcanals. Verwandlung des Kiemenschlauches. Bildung des Pericardiums. Regressive Metamorphose des Chordasackes. Ich habe schon oben pag. 515 hervorgehoben, dass nicht alle Theile der complicirten primären Darmhöhle bei der Ausbildung des Kiemendarmapparates thätig sind. Einer davon, der Chordasack, unterliegt einer regressiven Metamorphose und zerfällt schon am Ende der Embryogenese in seine Zellen; der andere, der Kiemenschlauch, nimmt keinen Antheil an der Bildung des Darmcanals, sondern an der des Pericardiums. Von allen Theilen der primären Darmhöhle bleiben nur der axiale Darmschlauch, welcher gänzlich bei der Bildung des Kiemensackes verbraucht wird, und der Magen- und Darmschlauch, welche beide als die eigentlichen Anlagen des Darmtractus betrachtet werden müssen. Diese verschiedenen Schicksale der Abtheilungen der primären Darmhöhle veranlassen uns dazu, die Beschreibung der Verwandlungen derselben in einige Abschnitte zu theilen, je nach den Organen, welche daraus hervorgehen. Wenden wir uns zunächst zur Bildung des Darmcanals!

Die primäre Darmhöhle besteht in dem Stadium, wo wir sie verlassen haben, aus einer axialen und 2 lateralen Abtheilungen. Letztere wachsen ventral gegen einander und schließen sich daselbst einander an. Die nächsten Veränderungen der Darmhöhle beziehen sich auf den vorderen Abschnitt ihres axialen Theiles, welcher, wie oben bemerkt wurde, sich später in den Kiemensack verwandelt, und bestehen in der Bildung des Endostyls. Wenn die saugnapfförmigen Organe sich bereits vom präoralen Lappen getrennt haben und als knopfförmige Fortsätze derselben erscheinen, ist die vordere Wand des Kiemensackes bedeutend verdickt (Fig. 102, 102 A); diese Verdickung ist die Anlage des Endostyls (*Es*). Aus den Querschnitten (Fig. 100) ergiebt sich, dass die Verdickung auf beiden Seiten von

den Endostylfalten begrenzt ist. Die Lage des Endostyls ist der bei den anderen Ascidienembryonen gleich: sie steht senkrecht auf der Längsachse des Embryonalleibes, und erst später wird diese Lage in Folge der Umdrehung des Kiemensackes verändert.

Die beiden Seitenschläuche (Magen- und Darmschlauch) sieht man am besten in ihrer natürlichen Lage an den ganzen Embryonen (Fig. 102 u. 102 A). Bei der Betrachtung des Embryos von rechts (Fig. 102) trifft man den Magenschlauch (*Mgs*), welcher mit dem Kiemenschlauch (*Kschr*) verbunden ist und durch seine verdickten Wände vor den übrigen Theilen der primären Darmhöhle hervortritt. Er hat seine ursprüngliche Lage beibehalten und ist nur etwas nach der Bauchseite ausgewachsen. Links trifft man den Darmschlauch, der in seiner Form und in seinen Beziehungen zu dem Kiemenschlauch bedeutend verändert erscheint: er ist gekrümmt (Fig. 102 A, *Ds*), stark ausgewachsen und lässt einen absteigenden proximalen (*Rc*) und einen aufsteigenden distalen Theil (*Ds*) unterscheiden. Jener ist noch mit dem Kiemensack verbunden, aber schon viel dünner als der distale; bei näherer Betrachtung kann man sich davon überzeugen, dass der proximale schon seine Höhle verloren hat und zu einem soliden Strang geworden ist. Die Grenze, bis zu welcher er noch die Höhlung behält, ist auf der Abbildung (Fig. 102 A) durch * angedeutet. An den Schnitten treten diese Veränderungen im Bau des Darmschlauches noch schärfer hervor. Im Schnitte Fig. 100 B ist er conisch: im unteren Theile des Schnittes ist er erweitert, nach oben zum Kiemensacke hin verengt; seine Höhle hört schon weit vor seinem proximalen Ende auf (Fig. 100 B *); sein proximaler, solider Theil (*Rc*) ist mit der etwas ausgestülpten Wand des Kiemensackes verbunden. Natürlich hört dabei seine frühere Verbindung mit der Höhle des Kiemensackes vollständig auf; diese beiden Theile der primären Darmhöhle sind schon jetzt eigentlich von einander geschieden, obwohl die vollständige Trennung erst etwas später erfolgt. Auf den Querschnitten durch einen kaum älteren Embryo (Fig. 101) steht der proximale Theil schon nicht mehr mit dem Kiemensack in Verbindung, sondern ist an der linken Peribranchialblase befestigt (Fig. 101 *Rc*). Diese Änderung der Fixationsstelle ist aus der Lage der Peribranchialsäcke zum Kiemensack leicht verständlich (Fig. 104 A). Der Darmschlauch war im letzten Stadium (Fig. 102) an der dorsalen Wand des Kiemensackes aufgehängt und lag schon damals der Wand des linken Peribranchialsackes ziemlich nahe. Letzterer wächst nun weiter über den Kiemensack hinaus und kommt bald

an der Stelle an, wo der Darmschlauch befestigt ist. Wir haben oben bemerkt, dass der proximale Theil des Darmschlauches sich in einen soliden Strang verwandelt. Dieser ist sehr dünn, wird aber noch dünner, und wenn der Peribranchialsack zu ihm gelangt, so reißt er vom Kiemensacke ab und schließt sich der Wand des Peribranchialsackes an (Fig. 101 *Rc*).

Während dieser Vorgänge im proximalen Theile des Darmschlauches verwächst der distale Theil mit dem Magenschlauche. Die beiden Schläuche liegen schon im Stadium Fig. 102 einander dicht an, wie aus den Längsschnitten (Fig. 103—103 C) ersichtlich ist. Der Schnitt Fig. 103 ist durch den Magen und den rechten Kiemenschlauch geführt und hat die beiden Theile der Darmhöhle in ihrer ganzen Länge getroffen. Im folgenden Schnitte (Fig. 103 A) sind nur die inneren Randtheile durchschnitten; desswegen kommt die Höhle des Kiemenschlauches nicht mehr zum Vorschein. Am distalen Ende des dickwandigen Magenschlauches sieht man eine kleine Erweiterung, die offenbar die Stelle bezeichnet, wo er mit dem Darmschlauche verwächst. Auf dem nächsten Schnitte (Fig. 103 B) ist schon der distale Theil des Darmsackes (Fig. 103 B, *Ds*) getroffen, welcher dem Magenschlauch dicht anliegt. Letzterer ist in diesem Schnitte nicht mehr zu sehen. An seiner Stelle zeigt sich in den Schnitten ein anderer Sack (*Kschl*), welcher in der Form ihm ähnlich ist, sich aber durch seine dünnen Wände davon leicht unterscheidet. Das ist der linke Kiemenschlauch, von dem später die Rede sein wird. In den letzten Schnitten endlich (Fig. 103 C und D) ist der Darmschlauch der Länge nach aufgeschnitten; man sieht aber nur den distalen Theil (*Ds*), denn der proximale liegt etwas weiter nach außen.

Die Verwachsung des Magen- und des Darmschlauches tritt noch deutlicher in den Quer- und in den Frontalschnitten, oder selbst bei der Betrachtung der Embryonen von der Bauchseite hervor. Eine solche Bauchansicht ist in Fig. 104 dargestellt. Man sieht die beiden Schläuche der Darmhöhle (*Mgs*, *Ds*) ventral genau hinter der Verbindungsstelle der beiden Kiemenschläuche verbunden (Fig. 104*). Aus den Querschnitten (Fig. 100 A) ersieht man, dass die beiden Schläuche *Mgs* und *Ds* sich mit ihren etwas zugespitzten Enden berühren und dann verwachsen. Nach ihrer Verwachsung verschmelzen ihre Höhlen. In dem Schnitte Fig. 100 A ist eben der Moment getroffen, wo die beiden Schläuche verwachsen sind, wo ihre Höhlen zusammenfließen. Gerade oberhalb der Verwachsungsstelle (Fig. 100 A*) bildet der Magen-

schlauch eine kleine Ausstülpung (*Mdr*), die Anlage der Magen- oder Cardialdrüse. Sie ist auf dem folgenden Schnitte noch deutlicher zu sehen.

Die eben beschriebene Verwachsung ist auch in der frontalen Schnittreihe Fig. 105—105 F dargestellt. Die Abbildungen sind schon aus der eben gegebenen Beschreibung der Querschnitte verständlich, so dass ich mich dabei nicht aufzuhalten brauche.

Wenn die Verbindung des Magen- und des Darmschlauches eingetreten ist, stellt der Darmcanal des Embryos einen hohlen Halbring dar, dessen eines Ende durch eine weite Öffnung in die axiale Darmhöhle resp. in den Darmsack mündet, während das andere am linken Peribranchialsack durch den solid gewordenen proximalen Theil des Darmschlauches aufgehängt ist. In diesem Stadium ist der Darmcanal von *Didemnum* dem anderer Ascidienembryonen vollkommen ähnlich. Auch entwickelt er sich in ähnlicher Art weiter wie bei den anderen Ascidien und differenzirt sich in die Organe, wie dies hauptsächlich durch das ungleichmäßige Wachsthum des Darmrohres bedingt ist. Aus der rechten Abtheilung, welche aus dem ursprünglichen Magenschlauch entstanden ist, bilden sich Ösophagus und Magen; die linke, aus dem Darmschlauche entstandene Abtheilung liefert den Darm.

Ösophagus und Magen differenziren sich erst spät, obwohl die Grenzen dieser beiden Theile des Vorderdarmes schon bald nach der Verwachsung des Magen- und des Darmschlauches erkennbar sind. Der Magenschlauch mündet nämlich in den Kiemensack durch eine weite Öffnung; dieser proximale Theil ist vom distalen abgesetzt und an seinen dünnen Wänden kenntlich. Er ist die Anlage des Ösophagus (Fig. 107 *Oes*), behält noch eine Zeit lang seine trichterförmige Gestalt (Fig. 108 *Oes*), zieht sich aber später aus und wird zu einem gebogenen Rohr (Fig. 109 *Oes*). Der Magen (Fig. 107, 108 u. 109 *Mg*), welcher aus dem dickwandigen distalen Theile des Magenschlauches entsteht, hat lange die Gestalt eines Rohres (Fig. 107 u. 108) und setzt sich erst ganz spät vom Ösophagus deutlich ab und wird dann zu einem ovalen Sack (Fig. 109 *Mg*).

Die Vorgänge, die sich in der Darmanlage abspielen, bestehen in ihrem Wachsthum und in der Bildung des Afters. Der Darmschlauch ändert seine Form nur unbedeutend. In den Stadien gleich nach seiner Verwachsung mit dem Magensack ist er ein gerades, äquatorial auf der linken Seite des Embryos verlaufendes Rohr. Nur gegen das Ende der embryonalen Entwicklung wächst er bedeutend

und wird im vorderen Theile krumm. Seine Verhältnisse zum Peribranchialsack bleiben unverändert: er ist immer am linken Sacke, gerade da, wo dieser resp. die Cloacalhöhle der cloacalen Einstülpung anliegt (Fig. 109 und 110 A, *Ds*), befestigt. Aus der Untersuchung der frontalen Schnitte durch die ältesten Embryonen (Fig. 112 A) ergiebt sich, dass diese Verlöthungsstelle des Darmes mit dem Peribranchialsacke nach der Bildung der cloacalen Höhle sich etwas ändert, indem das blinde Ende des Darmes nicht auf der linken Seite, sondern an dem axialen Theile der Wand der cloacalen Höhle angewachsen ist. Hier bildet die cloacale Höhle einen kleinen Vorsprung (Fig. 112 A), mit welchem das blinde Ende des Darmes verwächst. Hier tritt denn auch endlich, offenbar durch den Durchbruch der verwachsenen Wände, der Anus auf.

Endlich muss ich der Ingestions- oder Mundöffnung (*Md*) erwähnen, welche ziemlich früh, nämlich im Stadium Fig. 102, als eine kleine Ektodermeinstülpung angelegt ist (Fig. 100 B, 103 D, *Md*). Später wächst sie bedeutend aus und verlöthet sich mit der Wand des Kiemensackes. Auch diese verlötheten Wände brechen erst später durch.

Entwicklung der Kiemenschläuche und des Pericardiums. Wir haben den rechten Kiemenschlauch in einem jungen Stadium verlassen. Ob dabei gleichzeitig auch der linke angelegt wurde, konnte ich nicht ermitteln, habe aber etwas später auf den Querschnitten schon beide Schläuche angetroffen (Fig. 98 *Kschr*, *Kschl*). Sie erscheinen beide zusammen erst bei den Embryonen, wo die Peribranchialsäcke schon geschlossen sind, haben dann eine sehr enge Höhle und sind im Vergleich mit den beiden Seitenschläuchen der Darmhöhle (Fig. 98 A, *Mgs* und *Ds*) klein. Im Stadium der Fig. 102 erreichen sie eine bedeutende Größe und können nicht nur auf den Schnitten, sondern auch in den ganzen Embryonen genau untersucht werden. Man erkennt dabei auch, dass sie ungleich entwickelt sind: der rechte (Fig. 102 *Kschr*) ist kleiner als der linke (Fig. 102 A, *Kschl*). Jener trifft vor dem Kiemensacke mit dem Magensack zusammen und liegt ihm an. Er ist abgeplattet, hat eine ziemlich gleichmäßige Höhle und ist an seinem vorderen blinden Ende etwas ausgebuchtet. Der linke Kiemenschlauch (Fig. 102 A, *Kschl*) ist dagegen conisch, steht mit dem Kiemensack durch eine weite Öffnung in Verbindung und ist proximal stark erweitert, nimmt aber allmählich nach vorn ab. Sein vorderes Ende ist abgerundet.

Aus der Untersuchung der Querschnitte (Fig. 100) ergiebt sich, dass die beiden Schläuche nicht in einer und derselben Ebene und unsymmetrisch liegen: der rechte (*Kschr*) liegt ein wenig vor dem linken und krümmt sich nach links, so dass seine Spitze auf der linken Seite des Embryos liegt. Der linke Schlauch ist ebenfalls gekrümmt, bleibt aber immer auf der linken Seite und kommt mit seiner Spitze unter den rechten Schlauch zu liegen. Beide sind sie durch ihre blinden Enden mit einander verwachsen. Man kann sich davon aus der Betrachtung des angeführten Querschnittes überzeugen; eine noch genauere Auskunft über diese Verhältnisse gewinnt man aber aus den frontalen Schnitten durch einen etwas älteren Embryo (Fig. 105 A—G). In dem dorsalen Schnitte (Fig. 105) sieht man den Kiemensack nebst Endostyl (*Ks*, *Es*), Chordasack (*Chs*) und Darmschlauch (*Ds*); dieselben Organe, ausgenommen den Chordasack, sind auch im folgenden Schnitte (Fig. 105 A) enthalten. Der Schnitt Fig. 105 B ist gerade durch die Anfangsstelle der beiden Kiemenschläuche und des Magenschlauches gegangen: man sieht 2 weite Höhlen (*Kschr* + *Mgs*, *Kschl*), die durch eine Scheidewand — die Wand des Kiemensackes — von einander getrennt sind. Die größte der beiden Höhlen (in der Figur links) ist die gemeinsame Anfangsstelle des rechten Kiemenschlauches und des Magenschlauches (der Schnitt war umgedreht, desswegen kommt diese Höhle auf die linke Seite zu liegen), die kleine ist die Öffnung des Darmsackes. Auf dem folgenden, weiter ventralwärts geführten Schnitte (Fig. 105 C) sind schon Kiemen- und Magenschlauch von einander getrennt. Man sieht zugleich, dass der rechte Kiemenschlauch bedeutend enger als der linke ist. Diese Größenunterschiede beziehen sich aber nur auf den Anfang der beiden Schläuche, denn auf dem folgenden Schnitte (Fig. 105 D, *Kschr* u. *Kschl*) sind schon die Querschnitte beider Schläuche einander gleich. Der Schnitt 105 E zeigt, dass sie sich ventral einander nähern und schließlich verschmelzen (Fig. 105 F und G, *Kschl*). An der Stelle des linken Kiemenschlauches liegt eine ovale Blase (*Pc*), der rechte ist stark abgeplattet und an seiner Spitze viel breiter als der linke. Auf dem letzten Schnitte (Fig. 105 G) ist nur die Blase getroffen, welche ihrer Lage nach dem linken Schlauch entspricht. Daraus kann man schließen, dass der linke etwas weiter als der rechte nach unten wächst und an seiner Spitze zu einer Blase erweitert ist. Dieser Schluss ist sehr wichtig, weil er uns erkennen lässt, aus welchem der beiden verwachsenen Kiemenschläuche das Pericardium entsteht. Wenn man sich in der Entscheidung dieser Frage auf die

Profilansicht der ganzen Embryonen stützt, so scheint es unzweifelhaft, dass der rechte Kiemenschlauch das Pericardium liefert. In den Schnitten sind aber diese Verhältnisse etwas complicirter als an den ganzen Embryonen.

Ich habe schon bei der Betrachtung der Querschnitte durch einen jüngeren Embryo (Fig. 100) darauf hingewiesen, dass die beiden Kiemenschläuche mit ihren blinden Enden mit einander verwachsen und an dieser Stelle zu einer Blase erweitert sind. Dieselbe Blase zeigt sich jetzt auch (Fig. 105 F u. G, *Pc*), scheint dem linken Kiemenschlauch anzugehören und mit dem rechten verbunden zu sein. Bei noch etwas älteren Embryonen (Fig. 107, 107 A) ist der rechte Schlauch in ein ziemlich feines Rohr verwandelt, dessen blindem (Fig. 107 *Kschr*) Ende eine große Blase (*Pc*) anhängt. Der linke ist vom rechten getrennt (Fig. 107 A) und bildet jetzt ein bogiges feines Rohr, welches unten in eine feine Spitze ausläuft. Aus der Zusammenstellung aller dieser Bilder kann erschlossen werden, dass die beiden Schläuche, nachdem sie mit ihren blinden Enden verwachsen sind und zusammen eine Blase gebildet haben, sich von einander derart trennen, dass die Blase vom linken Schlauche abreißt, dagegen mit dem rechten in Verbindung bleibt; der linke läuft desswegen spitz aus. Die Trennung beider Schläuche kann aber auch unmittelbar beobachtet werden, nämlich an den Embryonen, welche in einem Stadium zwischen dem der Fig. 102 und dem der Fig. 107 sind. Ein solcher Embryo ist in Fig. 104 von der Bauchseite dargestellt. Man sieht die beiden Schläuche mit ihren Enden einander anliegen (*Kschl*, *Kschr*), und zwar genau da, wo sie im Stadium der Fig. 100 verwachsen. Die Blase, welche früher beiden Schläuchen angehörte, steht nun mit dem rechten Schlauch in Verbindung; der linke Schlauch liegt noch dem rechten an, ist aber schon davon getrennt.

Die Blase, von der eben die Rede war, ist nichts Anderes, als die Anlage des Pericardiums. Nach Allem, was hier über ihre Entstehung erörtert wurde, muss sie als ein Derivat der beiden Kiemenschläuche betrachtet werden, obwohl sie mit dem rechten in Verbindung bleibt. Diese Verbindung hält sich aber nicht lange. Die Pericardialblase wächst bedeutend (Fig. 113 *Pc*), und ihre Höhle communicirt noch eine Zeit lang mit der des rechten Kiemenschlauches. Bald aber bildet sich das Verbindungsstück zurück: seine Höhle schwindet, und die Pericardialblase bleibt nun an dem Kiemenschlauche durch einen soliden Strang befestigt. Dann reißt sie von dem Kiemenschlauche vollkommen ab und liegt frei in der Leibeshöhle.

Bei den zum Ausschlüpfen bereiten Embryonen ist keine Spur mehr von der früheren Verbindung zu sehen.

Bevor das Pericardium von dem Kiemenschlauch abreißt, kommt in ihm die Anlage des Herzens zum Vorschein. Das Herz bildet sich auch bei *Didemnum* als eine Einstülpung der dorsalen Wand der Pericardialblase (Fig. 117 *Pc*, *Hz*). Später (Fig. 118 A) wird diese Einstülpung immer tiefer, ihre Ränder wachsen gegen einander, und sie verwandelt sich schließlich in ein Rohr (Fig. 119 *Pc*, *Hz*), das aber auch am Schluss der embryonalen Entwicklung noch nicht geschlossen ist.

Die beiden Kiemenschläuche unterliegen, nachdem sie das Pericardium erzeugt haben, einer regressiven Metamorphose. Der rechte bleibt noch eine Zeit als Schlauch bestehen (Fig. 118 *Kschr*), der linke verliert seine Höhle und wird zu einem geschrumpften soliden Strang (Fig. 110 B, *Kschl*). Sein weiteres Schicksal konnte ich nicht verfolgen; da aber die beiden Kiemenschläuche bei den ganz alten Embryonen nicht mehr vorhanden sind, so müssen sie wohl vollkommen verschwunden sein.

Rückbildung des Chordasackes. Der Chordasack erreicht seine höchste Ausbildung im Stadium der Fig. 102 und 102 A. Von da ab hört sein Wachsthum auf; er wird im Gegentheil kleiner und plattet sich an den Seiten bedeutend ab (Fig. 105 *Chs*). Seine Wände sind ungleich entwickelt: auf einer Seite sind sie dicker als auf der anderen. Es scheint, dass er, bevor seine Höhle vollkommen verschwindet, schon hinten in Zellen zerfällt. Jedenfalls schließt die Entwicklung des Chordasackes mit seiner Schrumpfung und seinem Zerfall ab, die mehr oder minder spät eintreten. Zuletzt verwandelt er sich in einen soliden, etwas gekrümmten Strang, dessen Zellen nur vorn sich gut färben lassen, hinten dagegen blass bleiben, was meiner Ansicht nach auf ihren Zerfall deutet. In den ausgeschlüpften Larven konnte ich keine Spur vom Chordasack mehr nachweisen.

Bildung der Kiemenstigmen, der Cloacalhöhle und der cloacalen Einstülpung. Wir haben oben pag. 522 gezeigt, dass das 1. Paar der Kiemenöffnungen zu den frühesten Organen gehört. Es tritt nämlich bald, nachdem die Peribranchialeinstülpungen sich vom Ektoderm abgetrennt haben und als Peribranchialsäcke in die Leibeshöhle gelangt sind, auf. Zwischen der Bildung dieser Stigmen, welche ich als primäre Kiemenspalten zum Unterschied von den anderen, späteren bezeichnet habe, und der Bildung der übrigen giebt es eine lange Pause, während welcher die übrigen

Organe des Embryos in ihrer Entwicklung bedeutend fortschreiten. Die primären Stigmen oder Kiemenspalten lassen sich aber durch ihre Lage von den späteren unterscheiden, obwohl ihre Bildungsweise von der der secundären Stigmen im Allgemeinen nur wenig verschieden ist.

Jedes Stigma bildet sich aus der Vereinigung von zwei Anlagen: einer Ausstülpung der Kiemenhöhle, welche ich als Kiemenrohr bezeichne, und der Wand des Peribranchialsackes, mit der sie verschmilzt und in dessen Höhle sie später durchbricht. Dies bezieht sich sowohl auf das 1. Kiemenstigmenpaar, als auch auf alle übrigen und hat einen bedeutenden morphologischen Werth, auf den ich im allgemeinen Theile zurückkommen will. Die ersten Kiemenstigmen (meine primären Kiemenspalten) lassen sich in den jüngeren Embryonen von den übrigen ziemlich deutlich unterscheiden. Sie besitzen nämlich längere Kiemenrohre, die auch nach den Seiten gekrümmt sind, während alle übrigen sich aus kürzeren und geraden Rohren bilden. Zur Erläuterung dieses Satzes können uns die Querschnitte (Fig. 99, 99 A, 100 A, B) dienen, bei denen die ersten und die späteren zusammen getroffen sind. Die Form der ersten ist bei diesem Embryo noch ziemlich dieselbe, wie wir sie früher getroffen haben. Das Kiemenrohr (Fig. 99 A, *Kr*) hat hier noch seine trichterförmige Gestalt (vgl. Fig. 97), mündet durch eine ziemlich weite Öffnung in die Kiemenhöhle und ist jetzt nur etwas verlängert und stark nach auswärts gebogen. Auf der rechten Seite desselben Schnittes (Fig. 99 A) sieht man auch die primäre Spalte des anderen Antimeres, deren Mündung in den Peribranchialsack auf dem Schnitte nicht getroffen ist; daneben ist das Rohr einer von den späteren Spalten oder Stigmen getroffen, welches sich durch seine gerade Form und seine Kürze von jenem leicht unterscheiden lässt. Natürlich bleiben diese Größenunterschiede nicht dauernd erhalten, denn die Röhren der secundären Stigmen wachsen später und gleichen sich mit denen der primären Spalten so aus, dass sie, wenn der ganze Kiemenapparat vollkommen entwickelt ist, sich nicht mehr von einander unterscheiden.

Es ist bekannt, dass *Didemnum* sich durch 3 Reihen Kiemenstigmen vor den übrigen Didemniden auszeichnet. Diese treten zunächst hinten am Kiemensack hervor, wie man schon aus dem Querschnitt (Fig. 99) leicht ersieht. Der Schnitt hat die hinteren Stigmen aller 3 Reihen (*Kr'*, *Kr''*, *Kr'''*) getroffen. Die dorsale Reihe (*Kr'*) wird später zur vordersten Spaltenreihe, da sie der Ingestions-

öffnung am nächsten liegt. Wenn man in der Lage der Organe des Kiemensackes (des Endostyls und der Ingestionsöffnung) sich gut orientirt hat, so kann man die primären Spalten selbst im ausgebildeten Kiemensacke zwischen den anderen Stigmen auf Grund ihrer Lage erkennen. Hält man nämlich daran fest, dass 1) die Peribranchialsäcke dem hinteren Theile der primären Darmhöhle anliegen, später aber nach vorn und hinten wachsen, und 2) dass ihre hintere Verlängerung zur Ausbildung der Cloacalhöhle dient, mit dem Kiemensacke nicht verwächst, also keine Stigmen bildet, so ist es sehr wahrscheinlich, dass die hintersten Stigmen der vorderen Reihe eben diejenigen sind, welche aus den primären Spalten entstehen.

Gehen wir nun zu den Peribranchialsäcken und zu der aus ihnen sich bildenden Cloacalhöhle über!

Die Peribranchialsäcke wachsen eine Zeit lang sehr unbedeutend und liegen dabei dem hinteren Theil des Kiemensackes an. Erst nach der Bildung der ersten, dorsalen Stigmen wachsen sie nach vorn und nach hinten, wobei ihre Wände bedeutend dünner werden, was von der Abflachung und Ausbreitung ihrer Zellen herrührt. Je mehr sie nach vorn wachsen, desto mehr Stigmen bilden sich. Die Zahl der Stigmen nimmt von hinten (der späteren dorsalen Seite des Kiemensackes) nach vorn (zu der Endostylseite desselben) zu. Im Stadium der Fig. 107 sind schon alle 3 Reihen fertig. Man sieht, dass die Peribranchialsäcke weiter nach hinten über die Grenze des Kiemensackes hinaus wachsen und als 2 hohle Fortsätze der dorsalen Leibeswand anliegen (Fig. 107 *Clh*). Dieser hintere Theil der Peribranchialsäcke, welcher der Wand des Kiemensackes nicht anliegt, also keine Stigmen bildet, stellt nun die Anlage der Cloacalhöhle dar. Die eben erwähnten Fortsätze der Peribranchialsäcke, die ich als Cloacalsäcke bezeichnen will, liegen einander ziemlich nahe, so dass sie gleich nach ihrer Ausbildung zu einer gemeinschaftlichen Höhle verwachsen. Dies geschieht mediodorsal; man erkennt schon bei ziemlich alten Embryonen die Verwachsungsstelle dadurch, dass die Cloacalhöhle hier viel enger als sonst ist (Fig. 115*).

Die Cloacalhöhle (oder die vereinigten Cloacalsäcke) steht von der Kiemenwand ziemlich weit ab. Sie ist nämlich davon durch eine große, canalartige Abtheilung der Leibeshöhle (Fig. 115 *Scl*) geschieden, welche als Raum für das Rumpfmark dient (Fig. 110A u. B, *Scl*). Diese Abtheilung, eigentlich eine Art Blutsinus, will ich als subcloacalen Blutsinus bezeichnen und schon jetzt hervorheben, dass er bei der Beurtheilung der Morphologie der Kiemen der Tunicaten eine wich-

tige Rolle spielt, worauf ich aber genauer erst in dem allgemeinen Theil zu sprechen komme. Hier will ich nur seine Lage, so weit sie aus den Schnitten hervorgeht, näher aus einander setzen. Sie ist auf einer Reihe von Quer-, Längs- und Frontalschnitten angegeben (Fig. 110 A, 110 B, 112, 112 A, 113, 115 *Scl*). Den besten Aufschluss über den Bau des subcloacalen Sinus erhält man aus der Betrachtung der Querschnitte (Fig. 115), wo das Verhältnis der Cloacalhöhle zum Kiemensack am deutlichsten hervortritt: man sieht zu beiden Seiten des in der Mitte liegenden Kiemensackes die beiden Peribranchialsäcke, die von unten nach oben reichen und dort verschmelzen. Die so entstandene Cloacalhöhle ist in ihrem axialen Theile sehr eng, was offenbar darauf beruht, dass die beiden Peribranchialsäcke sich mit ihren zugespitzten Rückenenden vereinigen. Nach den Seiten zu breitet sich die Cloacalhöhle bedeutend aus, hat somit im Querschnitte die Gestalt eines Hufeisens. Ihre Grenze nach der Peribranchialhöhle zu wird durch die letzte dorsale Stigmenreihe angegeben. Zwischen den beiden Stigmenplatten, welche die lateralen Theile des Kiemensackes einnehmen, sieht man ein Stück der dorsalen Wand des Kiemensackes (Fig. 115 *Ksw*), welches von den Kiemenstigmen frei ist und mit der unteren Wand der Cloacalhöhle zusammen einen Raum begrenzt (*Scl*), welcher vom Rumpfmarke (*Rfm*) vollständig ausgefüllt erscheint. Dieser Raum ist eben der, welchen ich subcloacalen Blutsinus genannt habe. Er ist also von außen durch die Wand der cloacalen Höhle, von innen durch die Wand des Kiemensackes begrenzt. Seine canalförmige Gestalt ist aus den Längsschnitten (Fig. 110 A, 110 B) und aus den frontalen Schnitten (Fig. 112, 112 A) ersichtlich: er verläuft etwas schräg von oben nach unten, reicht von der hinteren Grenze der Sinnesblase bis zum vorderen Ende der Chorda (vgl. Fig. 110 A u. B, *Scl*) und geht hier in die Leibeshöhle über. In den frontalen Schnitten (Fig. 112, 112 A) tritt dies sehr deutlich hervor: in Fig. 112, wo der Schnitt gerade durch die Mitte des Canals gegangen ist, sieht man seine Verbindung mit der Leibeshöhle; in Fig. 112 A ist die Cloacalhöhle so durchschnitten, dass ihre innere Wand noch in dem Schnitte geblieben ist, während die subcloacale Leibeshöhle und das Rumpfmark durch die Cloacalwand hindurchschimmern.

Gleichzeitig mit der Ausbildung der Cloacalhöhle entsteht auch die cloacale Einstülpung, und zwar ganz unabhängig von den peribranchialen Einstülpungen, von denen nach ihrem Verschluss keine Spur im Ektoderm übrig bleibt. In dieser Beziehung bieten

Didemnum und vielleicht auch mehrere Synascidien einen bedeutenden Unterschied von den einfachen Ascidien dar. Die Anlage der cloacalen Öffnung ist im Stadium der Fig. 107 eine seichte Einstülpung des Ektoderms, welches gerade an dieser Stelle etwas verdickt erscheint (*Cl*). Etwas später (Fig. 108) reicht sie etwas tiefer und wird zu einem kleinen Blindsäckchen, dessen Lippen mehr und mehr nach außen hervortreten. Bei der schon zum Ausschlüpfen bereiten Larve ist die Einstülpung bedeutend gewachsen und bildet einen trichterförmigen Sack, welcher mit kleiner Öffnung nach außen mündet, nach innen aber sich ausbreitet und mit seiner unteren Wand der Cloacalhöhle dicht anliegt (Fig. 115 *Cl*). Aus den Längsschnitten ergiebt sich, dass die Wände der cloacalen Einstülpung mit denen der Höhle so fest verwachsen sind, dass die Grenze zwischen ihnen schwer zu erkennen ist. Ich habe aber bei diesen so weit entwickelten Embryonen noch keine Durchbrechung der Wände, also keine innere cloacale Öffnung beobachtet. Diese scheint, wie auch der After, erst in der letzten Zeit vor dem Ausschlüpfen gebildet zu werden.

Definitive Entwicklung des Nervensystems. Die Vorgänge der definitiven Ausbildung des Nervensystems sind denen bei *Distaplia* und besonders bei *Diplosoma* so ähnlich, dass ich mich nicht lange dabei aufhalte. Nach der Bildung der Sinnesblase zerfällt das Nervenrohr bei *Didemnum*, wie bei den übrigen Ascidien, in 4 Abschnitte: 1) den vorderen, welcher links von der Sinnesblase liegt und die Anlage des primären Trichters darstellt, 2) die Sinnesblase, 3) das Rumpfmark und 4) das Rückenmark. Alle diese Abschnitte, ausgenommen das Rückenmark, welches dazu zu dünn ist, können sehr gut schon an den ganzen Embryonen (Fig. 94, 104A) unterschieden werden. Der primäre Trichter (*Tr*) ist ein blindes Rohr, welches vorn über die Sinnesblase hinwächst und der Wand des Kiemensackes dicht anliegt. Er enthält eine ziemlich geräumige Höhle, die sich nach unten in die Höhle der Sinnesblase (*Sb*) fortsetzt (Fig. 106).

Die Sinnesblase wurde von uns in dem Stadium verlassen, wo sie eine Falte bildet, die als Anlage der Chorioidea dient, die Chorioideafalte (Fig. 97B). Diese bestand damals aus 2 Blättern, von denen das eine aus 2 großen Pigmentzellen, das andere aus kleinen hellen Zellen zusammengesetzt war. Die Pigmentzellen breiten sich nun unter der oberen Wand der Sinnesblase aus, bekommen immer mehr Pigmentkörner und bilden die Scheidewand, welche die eigentliche

Höhle der Sinnesblase von der übrigen Höhle der Gehirnblase trennt (Fig. 97 *Chf*). Die obere Wand der Sinnesblase ist die Anlage der Retina und der linsenbildenden Zellen (Fig. 97 B, *Rt*, *Lz*). Schon früher hat sich auch die Otolithenzelle angelegt, von der oben die Rede war.

Die weitere Differenzirung der Sinnesblase ist bei *Didemnum* überhaupt der bei *Diplosoma* so ähnlich, dass ich auf die detaillirte Beschreibung verzichten kann.

Das Rumpfmark bildet sich aus dem Theile des Nervenrohres, welcher zwischen der Sinnesblase und dem Rückenmarke liegt. Er zeichnet sich schon früh (Fig. 103 *Rfm*) durch die Verdickung seiner Wände aus, welche schließlich die Höhle ausfüllen und in eine längliche, gangliöse Anschwellung verwandeln. Später bildet sich im centralen Theile des Rumpfmarkes die Punktsubstanz, während seine Zellen eine periphere Stellung annehmen (Fig. 110, A, *Rfm*). Im Ganzen spielt sich die Entwicklung des Rumpfmarkes bei *Didemnum* in derselben Weise ab wie bei *Diplosoma*; von der Lage dieses Theiles des Nervensystems im subcloacalen Leibeshöhlencanal war schon oben pag. 538 die Rede.

Was das Rückenmark betrifft, so behält es, wie bei allen übrigen Ascidien, die Gestalt eines feinen epithelialen Rohres bei und bietet nichts Hervorragendes dar.

Eines der wichtigsten Momente in der Entwicklung des Nervensystems von *Didemnum* ist die Bildung des Gehirnganglions. In dieser Beziehung stimmt *Did.* mit *Diplosoma* vollkommen überein, nicht aber mit *Distaplia*. Es bildet sich nämlich bei *Did.* aus der Anschwellung der hinteren Wand des Trichters, und zwar erst dann, wenn die Kiemenstigmen bereits ausgebildet sind. Zu derselben Zeit verwächst der Trichter mit der Wand des Kiemensackes und öffnet sich. Fig. 107 stellt einen Querschnitt durch den Kiemensack in der Ebene der Trichteröffnung dar. Rechts sieht man die Sinnesblase, in der bereits die Linse ausgebildet ist; links davon ist der in den Kiemensack mündende Trichter getroffen. Er ist hohl, aber seine Höhle steht nicht mehr mit der der Sinnesblase in Verbindung, sondern ist davon abgeschlossen; seine Hinterwand ist angeschwollen, und diese Anschwellung ist die Anlage des Gehirnganglions (Fig. 111 *Gg*). Die Trichterhöhle setzt sich auch ins Gehirnganglion fort, erscheint aber dort äußerst klein. Das folgende Stadium der Entwicklung des Gehirnganglions ist in Fig. 110 A und 114 dargestellt. Auf der 1. der beiden Figuren kommt es im

Längsschnitte, auf der 2. im Querschnitte zum Vorschein. Der Längsschnitt ist für die Orientirung in der Topographie des Nervensystems und in der Entwicklung des Gehirnganglions besonders instructiv: im vorderen Theile, gerade hinter der Ingestionsöffnung (*Md*), sieht man den Trichter mit seiner Mündung in den Kiemensack (Fig. 110 A, *Tr*). Er verläuft etwas schräg nach der Rückenseite des Embryos und ist trichterförmig geworden. Auf seiner hinteren Abtheilung liegt das ovale Gehirnganglion, das noch an seiner unteren Fläche mit ihm in Verbindung steht. Im feineren Bau ist das Ganglion dem Rumpfmark sehr ähnlich: es besteht ebenfalls aus einer peripheren Ganglienzellenlage und der centralen Punktsubstanz. Weiter nach hinten geht der Trichter in einen dünnen Nervenfaden über, welcher die Verbindung des Ganglions resp. des Trichters mit dem vollkommen ausgebildeten Rumpfmark (*Rfm*) vermittelt. Der vordere, nach der Bildung des Ganglions übrigbleibende Theil des primären Trichters (*Tr'*) functionirt als definitiver Trichter, und wir wollen ihn zum Unterschied von dem primären als secundären bezeichnen. Der Bau des auf dem Querschnitte Fig. 114 dargestellten Trichters und Gehirnganglions ist schon aus der Beschreibung des Längsschnittes verständlich.

Zum Schluss dieser Übersicht der Entwicklung des Nervensystems muss ich bemerken, dass ich, obwohl es bei *Didemnum* in vielen Beziehungen dem von *Distaplia* ontogenetisch sehr ähnlich ist, bei *Did.* doch keine Spur des lateralen Nerven angetroffen habe und daraus entnehme, dass dieser eine specielle, mit der eigenthümlichen Fortpflanzung der Larve von *Dipl.* in Zusammenhang stehende Einrichtung darstellt.

Bildung der Knospen. Zum Schluss der Betrachtung der definitiven Entwicklung von *Didemnum* will ich noch erwähnen, dass die zum Ausschlüpfen fertigen Larven bereits zu knospen beginnen. Die Bildung der ersten Knospen fällt bei *Did.* in dieselbe Periode, wie bei *Diplosoma*; nämlich die schon vollkommen entwickelten Embryonen haben die ersten Knospen. Die Knospung ist wie bei *Dipl.* ösophageal: als Anlage der Knospe bilden sich 2 Aussackungen des Ösophagus (Fig. 114 A, *Kn*); wie sie sich weiter entwickeln, und was für Organe daraus hervorgehen, kann ich einstweilen nicht sagen, da bei den festgesetzten Larven, die mir zur Ansicht kamen, die Entwicklung der Knospen nur sehr wenig fortgeschritten war. Hier sei indess bemerkt, dass Lahille's Abbildung eines Embryos von *Didemnum cereum*, wo bereits die Knospe so weit entwickelt sein

muss, dass sie die ausgebildete Kieme besitzt[1], ganz entschieden unrichtig ist.

f. Bildung des Cellulosemantels.

Die scheinbare Gleichartigkeit im Bau und in der Entwicklung des Cellulosemantels der Tunicaten erscheint um so illusorischer, je besser man die einzelnen Fälle kennt. Es giebt da nämlich Verschiedenheiten, welche nicht etwa nur Einzelheiten der Entwicklung betreffen, sondern in das Wesentliche eingreifen. Selbst zwischen so nahe stehenden Formen, wie den Diplosomiden und Didemniden, können hierin doch schon wesentliche Unterschiede nachgewiesen werden. Noch schärfer werden sie zwischen den entfernteren Repräsentanten der Tunicaten bestehen.

Der Cellulosemantel des fertigen Embryos zeichnet sich, wie der von *Distaplia* und *Diplosoma*, im Ganzen durch eine wabenförmige Structur aus, die jedoch nicht in der ganzen Dicke des Mantels ausgeprägt ist. Vielmehr kann man im Mantel von *Didemnum* 2 Schichten unterscheiden: eine untere, von faserigem Bau, die als Faserschicht bezeichnet werden möge (Fig. 127 *Clef*), und eine obere, wabenförmige, die Wabenschicht (Fig. 127 *Clew*). Letztere ist der von *Diplosoma* ziemlich gleich; was aber erstere betrifft, so besteht sie aus dichten Fasern mit Kernen dazwischen. Die Faserschicht ist gegen Farben empfindlicher als die Wabenschicht und tritt desswegen schon bei schwacher Vergrößerung (Fig. 115, 117, 118 etc.) sehr scharf hervor.

Die beiden Schichten sind verschiedenen Ursprunges, wie aus den folgenden Darlegungen hervorgeht.

Bei der Beschreibung der Reifung und Befruchtung des Eies habe ich pag. 499 hervorgehoben, dass während dieser frühesten Vorgänge um den Eidotter eine Schicht ausgeschieden wird, welche die Kalymmocyten enthält und später, nach dem Verschwinden des Follikelepithels und der Ektodermhülle, die einzige Umhüllung des Eies ist. Diese Eigallerte steht zur Bildung des Cellulosemantels in nächster Beziehung und ist eigentlich die Grundsubstanz desselben. Sie ist auf der Oberfläche des Eies nicht gleichmäßig vertheilt, sondern erscheint an einigen Stellen dicker, an anderen dünner. Sie besteht aus einer homogenen Substanz, die aber in den ersten Stadien keine Reaction auf Cellulose giebt.

---

[1] Recherches etc. (s. oben pag. 528 Anm. 1) pag. 79 u. 114 Fig. 54 u. 63.

Aus diesen Beobachtungen resultirt, dass die Anlage des Cellulosemantels bei *Didemnum* schon zu der Zeit auftritt, wo die Entwicklung des Embryonalkörpers noch gar nicht begonnen hat. In diesem jüngsten Zustande besteht der Mantel aus einer Grundsubstanz, in welcher die Kalymmocyten eingeschlossen sind (Fig. 66, 68, 69, 70, 71, 72 *Gal*). Die Grundsubstanz (Fig. 66 *Gal*) ist homogen, dickflüssig, erhärtet in verschiedenen Härtungsmitteln genau so, wie das Protoplasma der Eizelle und der Embryonalzellen, und lässt sich ganz gut schneiden. Sie färbt sich mit den verschiedenen Farben viel intensiver als das Protoplasma, was für die Untersuchung der Kalymmocyten (*Kc*) darin ziemlich nachtheilig ist. Diese sind ziemlich große Zellen, größtentheils kugelrund und mit großem, ovalem, an dem einen Pole der Zelle liegendem Kern. Ihr Protoplasma ist während der Furchung des Eies hell und enthält keine Pigmentkörner; desswegen treten ihre Kerne, so wie überhaupt ihre innere Structur viel deutlicher als später hervor. Die kugelrunde Form der Kalymmocyten, die sich in den Schnitten beobachten lässt, weist aber durchaus nicht auf ihre Unbeweglichkeit hin: die Vertheilung der Kalymmocyten ändert sich in verschiedenen Stadien bedeutend, und daraus ist schon zu schließen, dass sie der Fähigkeit der Bewegung nicht entbehren.

Die nächsten Veränderungen, die in den Kalymmocyten nach dem Ablauf der Eifurchung eintreten, bestehen darin, dass in ihnen kleine, sich stark färbende Körnchen auftreten, allmählich das Protoplasma ausfüllen und den Kern undeutlich machen (Fig. 121 *Kc*). Manchmal habe ich auf der Oberfläche der Celluloseschicht einige Fortsätze beobachtet, die scheinbar von den Kalymmocyten ausgingen (Fig. 121); sie sind aber ziemlich selten und können eher für Kunstproducte erklärt werden. Die Kalymmocyten liegen besonders in der peripheren Schicht der Grundsubstanz des Cellulosemantels, bleiben dort aber nur bis zu einem gewissen Stadium bestehen. Ungefähr nämlich, wenn die Darmhöhle bereits in ihren Theilen angelegt erscheint (Fig. 92, 93), fängt in der Bildung des Cellulosemantels eine neue Periode an. Diese besteht in dem Heraustreten der Kalymmocyten aus der Celluloseschicht und ist um so mehr von großer Bedeutung für die weitere Entwicklung des Mantels, als damit auch die Bildung der ersten Cellulosewaben verbunden ist. Die Kalymmocyten treten entweder vereinzelt oder gruppenweise aus der Cellulose aus (Fig. 122, 123); sie gehen durch die periphere Lage derselben hindurch, ohne auf der Oberfläche irgend eine Verletzung zu

hinterlassen. Wenn solche überhaupt vorkommen, so sind sie vielmehr als Kunstproducte beim Schneiden zu betrachten. Die aus der Cellulose ausgetretenen Kalymmocyten gelangen entweder an die Oberfläche derselben oder verlassen sie gänzlich und fallen in den Raum des Mantels der Colonie, wo das betreffende Ei seine Entwicklung durchläuft. Es scheint, dass sie sich außerhalb des Embryos nur temporär aufhalten und schließlich doch der Oberfläche der Cellulosesehicht anhängen. Die, welche den Embryo nicht verlassen, heften sich der Oberfläche der Cellulosesehicht resp. der Eigallerte an und betheiligen sich an der Bildung des Cellulosemantels.

Untersucht man die Schnitte durch den Mantel, wenn die Kalymmocyten zum Theil bereits herausgetreten sind, theilweise aber noch darin stecken, so findet man, dass die ursprüngliche homogene Beschaffenheit der Cellulosesubstanz bedeutend verändert ist. In ihrem Innern sind nämlich schon die vacuolenartigen Höhlen aufgetreten, die den Kalymmocyten anliegen (Fig. 123). Diese sind offenbar von einer mehr dünnflüssigen, hellen und sich nicht färbenden Substanz erfüllt. Die Vacuolen sind die Anlagen der späteren Waben, und ihr Erscheinen kann nur der Thätigkeit der Kalymmocyten zugeschrieben werden. Wir haben für diese Annahme in den späteren Stadien ziemlich feste Gründe.

Fig. 123, 124 und 125 zeigen Schnitte von Stadien des Cellulosemantels, wo die Veränderungen der Kalymmocyten nach ihrem Austreten aus der Cellulose ziemlich klar erscheinen. In Fig. 123 sieht man auf der Oberfläche der Cellulose die Kalymmocyten, von denen einige ihre ursprüngliche Form noch beibehalten haben (*Kc*) und in Gruppen liegen. Bei den anderen (Fig. 123 *Kcw*) sind schon wesentliche Veränderungen im Bau eingetreten: im Inneren hat sich eine große Vacuole gebildet, die den unteren Theil der Zelle einnimmt und das Protoplasma sammt dem Kern nach der Peripherie drängt, so dass es einen feinen Saum um die Vacuole bildet. Es sind dabei wesentliche Änderungen in dem Bau des Protoplasmas eingetreten, die sich hauptsächlich in dem allmählichen Verschwinden der früher hervorgebobenen Körnchen äußern, von welchen jetzt nur noch einige vorhanden sind. Eine solche Kalymmocyte stellt nun die Anlage der Cellulosewabe dar. Sie ist in eine Blase umgewandelt, welche von einer homogenen, klaren Flüssigkeit erfüllt und von dem Protoplasma nebst einem Theil der Grundsubstanz begrenzt ist.

Später wachsen die wabenförmigen Kalymmocyten bedeutend (Fig. 124); manche von ihnen erreichen eine bedeutende Größe, be-

halten aber immer ihren früheren Bau bei. Die einzige Veränderung, die bei ihnen manchmal vorkommt, ist die faserige Structur ihres Protoplasmas, die aber durchaus nicht für alle Zellen charakteristisch ist (Fig. 124). Im Allgemeinen ist das periphere Protoplasma der Cellulosewaben feinkörnig. Ich muss ferner hervorheben, dass die Körnchen, deren Zahl ja bei der Umwandlung der Kalymmocyten bedeutend abnimmt, doch bis ganz zuletzt noch in den Waben vorkommen und auch beweisen, dass diese aus den Kalymmocyten und nicht aus irgend welchen anderen Zellen entstanden sind.

Die Bildung der Cellulosewaben geht bei *Didemnum*, wie auch bei *Diplosoma* schichtenweise vor sich. Nachdem die untere Schicht gebildet ist, sitzen schon auf der Oberfläche derselben die Kalymmocyten, die sich als Candidaten für die Bildung der neuen Schicht außerhalb der alten erweisen (Fig. 121). Diese sind so innig mit einander verbunden, dass sie eine zusammenhängende feine Schicht bilden, worin die einzelnen Kalymmocyten nur schwer unterschieden werden können. Sie enthalten immer viele Körnchen und treten in Folge dessen an den Schnitten sehr deutlich hervor.

Die bis jetzt betrachteten Vorgänge führen zur Bildung des wabenförmigen äußeren Theiles des Cellulosemantels; sie dauern ungefähr bis zum Stadium der Fig. 98. Von da ab fängt die Bildung der unteren oder Faserschicht an. Hieran nehmen die Kalymmocyten keinen Antheil, und man könnte schon aus der Verschiedenheit der Zellkerne der Waben- und der Faserschicht schließen, dass die beiden Schichten verschiedenen Ursprungs sind. Die Faserschicht bildet sich ausschließlich auf Kosten der Ektodermzellen. Sie wird im Stadium der Fig. 102 angelegt. Fig. 126 stellt einen Schnitt aus diesem Stadium dar. Die äußere Schicht des Mantels wird von den großen Waben eingenommen, die stellenweise bis zum Ektoderm reichen, stellenweise aber davon durch die in der Bildung begriffene Faserschicht getrennt sind. Da die Faserschicht alsdann noch unbedeutend ist, so tritt ihr Verhältnis zum Ektoderm viel deutlicher als später hervor. Betrachtet man das Ektoderm (*Ec*) genauer, so sieht man, dass von mehreren Ektodermzellen ein Bündel von Fasern ausgeht und sich gegen das Innere des Cellulosemantels richtet. Diese Faserbündel treten aus den oberen Theilen der Ektodermzellen hervor, wo das Protoplasma angehäuft ist und die Kerne liegen. Das Bündel in jeder Zelle ist von dem der benachbarten getrennt; man erkennt aber oberhalb des Ektoderms eine ganze Schicht von Fasern, die stellenweise mit den Faserbündeln des Ektoderms in Zusammen-

hang stehen. Offenbar entsteht diese Schicht aus den Faserbündeln der Ektodermzellen, die zu einer gemeinsamen Masse vereinigt sind.

Später, wenn die Faserschicht sich stark entwickelt hat, tritt sie schon bei schwacher Vergrößerung scharf hervor. Fig. 127 stellt einen Schnitt durch einen weit entwickelten Cellulosemantel dar. Hier lassen sich die beiden Schichten und das Ektoderm wohl unterscheiden. Letzteres besteht aus kleinen Zellen, die stellenweise cubisch, stellenweise spindelförmig sind. Ihre Kerne sind oval, ziemlich durchsichtig und enthalten je ein kleines Kernkörperchen. Sie liegen in mehreren Reihen, was offenbar dadurch bedingt ist, dass auch die Zellen, denen sie angehören, in verschiedenem Grade ausgezogen sind. Geht man von der Ektodermschicht nach innen zum Cellulosemantel über, so trifft man in der Faserschicht mehrere Zellkerne, die in den Fasern eingebettet sind und eine große Ähnlichkeit mit den Kernen des Ektoderms zeigen. Einige von ihnen liegen noch ganz nahe bei der Ektodermschicht, andere sind weiter davon entfernt. Ihre Zugehörigkeit zum Ektoderm geht nicht nur aus ihrer Ähnlichkeit mit den Kernen der Ektodermzellen, sondern auch aus ihrem Verhältnis zu den Fasern und aus ihrer eben angedeuteten Lage hervor.

Die Richtung der Fasern in der Faserschicht ist sehr verwickelt. Im Ganzen sind sie in Bündeln angehäuft, aber diese liegen der Ektodermfläche nicht parallel, sondern sind vielfach gebogen, so dass sie den Eindruck von complicirten Strömen machen. Die eben erwähnten Kerne sind auf die einzelnen Bündel vertheilt und nach der Richtung derselben angeordnet.

Auf Grund des eben geschilderten Baues der Faserschicht kann man sich ihre Bildung in folgender Weise vorstellen. Sie geht aus den Ektodermzellen hervor, indem diese wachsen und sich in Fäden ausziehen, welche sich zu Bündeln vereinigen und in verschiedener Richtung krümmen. Nach der Bildung der Fasern beginnt dann die Einwanderung von Ektodermzellen in die Faserschicht. Die Körper derselben werden von den Fasern eingehüllt und spalten sich, wie es scheint, ebenfalls in Fasern; ihre Kerne bleiben in den Fasern eingebettet und immer sichtbar.

Meine Untersuchungen über die Bildung der Faserschicht haben mich zu dem Schluss von der Betheiligung der Ektodermzellen bei diesem Process geführt. Sie betheiligen sich aber nur an der Bildung der Faserschicht, und ich habe nie eine Ektodermzelle in einer anderen Form, z. B. in einer amöboiden angetroffen. Es kommen

aber in dem Cellulosemantel auch amöboide Zellen vor; indessen entstammen diese offenbar den eingewanderten Mesenchymzellen. Die Einwanderung habe ich an meinen Präparaten öfters gesehen, am besten von der Bildung der Faserschicht.

Schließlich will ich einige Worte über die Beziehung der Faserschicht zur Wabenschicht hinzufügen. Die Faserschicht bildet nicht nur die Unterlage, worauf die Wabenschicht ruht, sondern ist damit innig verbunden. Der Zusammenhang beider Schichten wird, wie man aus Fig. 127 ersieht, dadurch vermittelt, dass die Faserbündel mit den Wänden der Waben fest verwachsen. Sie dringen in diese hinein, können in den Basalstücken leicht erkannt werden und schmelzen mit der Substanz der Wände zusammen. Dadurch wird eine feste Verbindung der beiden Schichten zur Bildung eines einzigen Organs erreicht.

Was die Wabenschicht in den letzten Stadien anbetrifft, so will ich darüber hervorheben, dass sie noch immer eine kleine Menge Kalymmocytenkörner enthält; diese sind um die Kerne der Wabenzellen angesammelt und bilden so einen Unterschied derselben von den Kernen der Faserschicht.

g. Die Festsetzung der Larve und die regressive Metamorphose einiger von ihren Organen.

Die Metamorphose der Larve von *Didemnum* bietet keine eigenthümlichen Erscheinungen dar; sie verläuft in derselben Weise wie bei den anderen Ascidien, und ihre Beschreibung würde nicht der Mühe lohnen, wenn es nicht in der Metamorphose der Ascidien überhaupt einige noch wenig bekannte Vorgänge gäbe, die einer nochmaligen Untersuchung bedürfen. Zunächst weiß man bis jetzt sehr wenig über die mechanischen Bedingungen der so allgemein verbreiteten Einziehung des Schwanzes, womit die Metamorphose der Ascidien beginnt. Weiter bedürfen die Vorgänge der Anheftung der Larve einer genauen Beschreibung, und zwar um so mehr, als bei *Didemnum*, wie bei *Diplosoma*, die Larve mannigfaltige Anhänge besitzt (Saugnäpfe, pelottenförmige Organe, das lappenförmige Organ), die sich bei der Fixation der Larve in verschiedener Weise verhalten können. Endlich kommen bei der Metamorphose in einigen Organen regressive Vorgänge vor, die aber in der letzten Zeit nur in Bezug auf den Schwanz genau untersucht worden sind, während der regressiven Metamorphose doch auch die Sinnesblase unterliegt, die hierin

noch wenig erforscht ist. Diese Punkte will ich nun hauptsächlich berücksichtigen, so weit sie sich an den festgesetzten Larven von *Didemnum* erkennen lassen.

Die Festsetzung der Larve wurde bis jetzt hauptsächlich an den einfachen oder socialen Ascidien untersucht. Bei den zusammengesetzten Ascidien geht dieser Process so vor sich, wie bei den einfachen, wie auch schon von vorn herein zu erwarten war. Nur einige Synascidien zeichnen sich durch das eigenthümliche Verhalten ihres Schwanzes aus, z. B. die Larven von *Distaplia magnilarva*[1], wo er nicht eingezogen, sondern einfach abgeworfen wird. Die Larven der von mir beobachteten Synascidien kleben sich an irgend einen Gegenstand fest, ziehen dann ihren Schwanz in die Leibeshöhle hinein, und damit ist ihre Metamorphose eingeleitet. Der ganze Process wird auch hier in $^1/_4$—$^1/_2$ Stunde abgeschlossen.

Über die Einziehung des Schwanzes wurden in der letzten Zeit einige wichtige Angaben veröffentlicht, die ich hier besprechen will. Sie beziehen sich auf die Entwicklung von *Clavellina* und *Phallusia* und rühren von Seeliger und Kowalewsky her. Seeliger[2] äußert sich darüber folgendermaßen:

»Der Process beginnt damit, dass die inneren Schichten des Schwanzes sich aus dem ektodermalen Hautrohr herausziehen, wie ein Finger aus einem Handschuh, und sich dorsal vom verdauenden Theile des Darmtractus spiralförmig aufrollen. Auch der Ektodermschlauch des Schwanzes wird verkürzt und seine Plattenzellen verkürzen und verdicken sich dabei«. Nach Kowalewsky[3] sollen die ersten Veränderungen des Schwanzes in der Verkürzung der Chorda bestehen, welche »aus dem Hinterende des Schwanzes gewissermaßen ausgepresst (verdrängt) wurde« (pag. 11). Die Ursache davon liegt in der Veränderung der Epithelzellen, welche kürzer, gedrungener, mehr den cylindrischen Zellen ähnlich werden, nach innen ragen und die Chorda von hier verdrängen. Die Chorda und die Muskelzellen des Schwanzes gehen allmählich in die Leibeshöhle der Larve hinein, bilden daselbst einige Windungen, behalten aber noch lange ihre respective Lage bei. Wenn die letzten Reste der inneren Organe des Schwanzes in den Rumpftheil eingezogen sind und die

[1] W. Salensky, Morphologische Studien an Tunicaten. 1. u. 2. in: Morph. Jahrb. 20. Bd. 1893 pag. 48 ff. u. 449 ff.

[2] Entwicklungsgeschichte etc. (s. oben pag. 508 Anm. 1) pag. 53.

[3] A. Kowalewsky, Einige Beiträge zur Bildung des Mantels der Ascidien. in: Mém. Acad. Pétersbourg Tome 38 1892 No. 10.

Gestalt eines Korkziehers angenommen haben, dann »beginnt eine Einstülpung der verdickten ektodermalen Wandung des Schwanzendes, welches ganz wie ein Handschuhfinger sich nach innen einstülpt, so dass der ganze Schwanz der Larve ins Innere des Rumpftheiles eingezogen ist«.

Die beiden eben angeführten Schilderungen lassen mehrere mechanische Verhältnisse dieses Vorganges unaufgeklärt. Aus beiden geht hervor, dass die inneren Organe des Schwanzes: Chorda, Muskelplatten, Nervensystem und Schwanzentoderm, zu einer gemeinsamen Masse vereinigt und von der ektodermalen Schwanzhülle getrennt sind. Wenn sich nun auch bei diesem Bau die korkzieherförmige Gestalt der inneren Organe durch die Contraction der Muskelzellen erklären lässt, so bleibt doch unverständlich, warum die Ektodermhülle, welche von ihnen getrennt ist, ebenfalls eingezogen oder eingestülpt wird. Man muss dann den Ektodermzellen eine bedeutende Contractilität zuschreiben, welche nicht schwächer als die der Muskelzellen sein darf, aber weder aus dem Bau, noch aus dem Verhalten dieser Zellen erschlossen werden kann. Weder in der Beschreibung noch in den Abbildungen von Kowalewsky findet man einen Beweis dafür, dass die Kraft, welche die inneren Theile des Schwanzes zur Einziehung in die Leibeshöhle bringt, wirklich in der Verdickung der Ektodermzellen liegt, und dass die inneren Theile des Schwanzes sich dabei passiv verhalten. Viel natürlicher ist die Annahme, dass die contractilen Elemente des Schwanzes bei seiner Zusammenziehung die Hauptrolle spielen, und dass die Veränderungen, die man in den Ektodermzellen bei der Einziehung des Schwanzes wahrnimmt, nicht die Ursache dieser Einziehung, sondern ihre Folgen darstellen. Meiner Meinung nach wird aber der Mechanismus der Einziehung des Schwanzes durch die beiden angeführten Beschreibungen nicht vollkommen aufgeklärt, und der Grund davon liegt in der Annahme, dass die inneren Organe des Schwanzes von der Hülle vollkommen getrennt seien. Sie sind es ja in der That auf der ganzen Länge, nicht aber auch an der Schwanzspitze, wo die Ektodermhülle auf das innigste mit den inneren Theilen verbunden ist. Hier liegt eben die Ursache davon, dass die Hülle den Bewegungen der inneren Schwanztheile folgt und in den Rumpftheil eingezogen wird. Ich stelle mir also den ganzen Vorgang folgendermaßen vor.

Nachdem sich die Larve durch ihre Haftpapillen oder saugnapfförmigen Organe an irgend welcher Unterlage fixirt hat (Fig. 128), contrahiren sich die Muskeln im vorderen Theile des Schwanzes,

welcher bei den Embryonen ziemlich weit im Rumpftheile liegt. In Folge dieser Contractionen wird 1) das vordere Ende der Chorda mit den anliegenden Muskeln von der axialen Lage abwärts gekrümmt, und dies stellt den Beginn der spiraligen oder korkzieherförmigen Krümmung der inneren Organe des Schwanzes dar (*Sms* + *Ch*); 2) verkürzen sich durch diese Contraction die Chorda und die ihr anliegenden Organe, und da das hintere Ende der Chorda an der Schwanzspitze der Ektodermhülle angewachsen ist (Fig. 128 *Vw*), so wird diese natürlich durch die Contraction der Muskeln etwas eingezogen; in Folge dessen werden auch ihre Zellen zusammengepresst, etwas abgeflacht und gehen aus ihrer ursprünglichen cubischen Form in eine cylindrische über. Diese Formänderung wurde in der That von allen Beobachtern, die die Einziehung des Schwanzes studirt haben, nachgewiesen. Schreitet die Contraction der Muskelplatten weiter nach hinten fort, so tritt der eben angegebene Effect in der Ektodermhülle immer schärfer hervor. Die inneren Theile des Schwanzes gehen weiter in den Rumpftheil hinein, werden in Folge der Contraction gebogen und nehmen eine spiralige Gestalt an. Die Ektodermhülle wird immer mehr eingezogen, und da sie der im Schwanze noch gebliebenen Chorda und den Muskelplatten anhängt, am hinteren Ende sogar angewachsen ist, wird sie verkürzt und legt sich in Falten (Fig. 128). Die Verkürzung der Hülle ruft die Verdickung ihrer Wände hervor, die eigentlich durch die Abplattung ihrer Zellen bedingt ist. In Folge dessen bemerkt man an den in der Einziehung begriffenen Schwänzen, dass ihre Ektodermhülle am meisten an dem Wurzeltheil des Schwanzes gefaltet ist (Fig. 128).

Die eben hervorgehobenen Vorgänge werden sich natürlich so lange abspielen, bis das hintere Ende der Chorda in den Rumpftheil gelangt. Kommen die inneren Theile des Schwanzes ganz in die Leibeshöhle hinein, so ziehen sie natürlich bei ihren fortwährenden Bewegungen auch die mit ihnen verbundene Hülle in die Leibeshöhle ein. Eine natürliche Folge dieses Einziehens ist endlich die Einstülpung der Hülle: sie darf durchaus nicht als ein activer Vorgang betrachtet werden, denn die Hülle folgt nur den Bewegungen der inneren contractilen Elemente des Schwanzes und wird eigentlich nicht eingestülpt, sondern von den Schwanzmuskeln ins Innere des Rumpfes eingezogen. Der Ausdruck korkzieherförmig, womit man die eingezogenen inneren Organe des Schwanzes bezeichnet, passt sehr gut: die Muskeln nehmen nicht nur eine solche Gestalt an, sondern wirken auch wie Korkzieher, indem sie die Entoderm-

hülle in derselben Weise in die Leibeshöhle einziehen, wie der Korkzieher den Kork auszieht.

Von allen Anhängen der Larve sind nur die saugnapfförmigen Organe bei der Fixation der Larve thätig. Die pelottenförmigen und das lappenförmige Organ erleiden dabei gar keine Veränderung. Was die Saugnäpfe betrifft, so zerfallen sie außerordentlich schnell. Bei einer Larve, deren Schwanz noch nicht ganz eingezogen ist (Fig. 128), sind die Saugnäpfe bereits bedeutend verändert. Sie verlieren ihre Zapfen, die am Boden jedes Organs lagen, und verwandeln sich in trichterförmige Körper, in denen die einzelnen Zellen losgelöst erscheinen, aber noch durch eine schleimige Masse verbunden sind, welche die Kittsubstanz darstellt, womit sich die Larve anheftet. Da die weitere Entwicklung in einem vollständigen Schwinden dieser Zellen und der Saugnäpfe selbst besteht, so ist diese Kittsubstanz sehr wahrscheinlich nicht etwa eine Absonderung der Zellen, sondern das Product ihres Zerfalls. Einige Tage nach der Fixation habe ich keine Spur von den Saugnäpfen mehr gefunden (Fig. 129). Die pelottenförmigen Organe und das lappenförmige sind hingegen bei solchen jungen Didemnen wohl entwickelt (Fig. 129 *Pt*); jene verwandeln sich in die Nährstolonen, das Schicksal des lappenförmigen Organs ist mir unbekannt geblieben.

Die regressive Metamorphose der Sinnesblase wurde von mir nicht Schritt für Schritt verfolgt. Ich habe nur einige Stadien beobachtet und gebe hier die Abbildung (Fig. 130) von einem besonders charakteristischen Stadium. Es ergiebt sich daraus, dass die Sinnesblase bei der festgesetzten Larve in ihre Elemente zerfällt. Man erkennt nämlich eine Linsenzelle (Fig. 130 *Lz*), die in der Höhle der Sinnesblase liegt, dann die Chorioideazellen (*Chz*), die losgetrennt sind, die eigenthümlichen Pigmentkörner, deren Ursprung ich nicht ermittelt habe, endlich die dreieckigen Kerne, welche offenbar den Zellen der Wände der Sinnesblase angehören. Alle diese Elemente sind von einander getrennt und mit einander vermischt.

Da ich die Pigmentkörner in demselben Stadium auch in verschiedenen Organen (im Nervensystem, in der Leibeshöhle) angetroffen habe, so ist es sehr wahrscheinlich, dass sie von den Phagocyten aufgefressen und in die verschiedenen Organe übertragen sind. Ich habe selbst um einige Kerne einen schmalen Protoplasmahof gesehen, welcher an phagocytäre Vorgänge erinnert. Das Schicksal der anderen Elemente der zerfallenen Sinnesblase ist mir unbekannt geblieben.

3. Allgemeiner Theil.

Seit den berühmten Untersuchungen von Kowalewsky[1], welche bereits vor 30 Jahren publicirt worden sind und das besondere Interesse für die Entwicklungsgeschichte der Tunicaten erweckt haben, sind sehr viele tüchtige Arbeiten im Gebiete der Embryologie der Tunicaten erschienen. Man könnte sogar glauben, die Morphologie dieser Gruppe sei vollkommen aufgeklärt, und die Organisation verschiedener Repräsentanten derselben könne auf eine gemeinschaftliche Urform zurückgeführt werden. Die Durchmusterung der Litteratur zeigt aber, dass wir diesen Höhepunkt unseres Wissens noch lange nicht erreicht haben. Es bleibt noch Vieles zu thun, um für die mannigfaltigen Erscheinungen des Baues und der Entwicklung dieser verhältnismäßig kleinen Thiergruppe das richtige Verständnis zu gewinnen. Es giebt eigentlich kein Organ im Leibe der Tunicaten, von dem wir sagen können, dass wir seine Geschichte kennen und seine mannigfaltigen Entwicklungsformen aus einer gemeinsamen Urform abzuleiten verstehen. Immerhin bringt uns die Entwicklungsgeschichte der verschiedenen Tunicatenclassen die Beweise dafür, dass diese in einem genetischen Zusammenhang mit einander stehen, und dass unser Bestreben, aus den Beobachtungen die Phylogenie des Tunicatenstammes zu enthüllen, keineswegs unerreichbar ist. Man kann schon jetzt als einen sicheren Satz hinstellen, dass die Appendicularien der problematischen Urform der Tunicaten am nächsten stehen und die älteste Gruppe der Ascidien repräsentiren werden. Es sind im Laufe der Zeit, wo die Embryologie der Tunicaten eifrig studirt worden ist, auch mehrere andere anatomische und embryologische Thatsachen bekannt geworden, die als Basis für die phylogenetischen Deductionen dienen können. Ich will mich jedoch dabei nicht aufhalten, da es nicht mein Zweck ist, die Phylogenie der Tunicaten zu schreiben, sondern auf Grund meiner eigenen Erfahrungen und der Arbeiten meiner Vorgänger die anatomischen und embryologischen Befunde zusammenzustellen und das Material für die künftige Bearbeitung der Phylogenie der Tunicaten zu geben. Um diese Aufgabe besser zu erfüllen, musste ich mich der Untersuchung der Appendicularien zuwenden, denn obwohl ihre Anatomie in dem classischen Werke von Fol[2] sehr vollständig gegeben

[1] Entwicklungsgeschichte etc. (s. oben pag. 495 Anm. 1).

[2] H. Fol, Etudes sur les Appendiculaires du détroit de Messine. in: Mém. Soc. Physiq. H. N. Genève Tome 21 1872.

worden ist, so wollte ich sie doch aus eigener Erfahrung kennen lernen. Meine Untersuchungen beziehen sich auf 2 Oikopleuren (*O. cophocerca* und *fusiformis*), die ich theilweise durch die Güte von Prof. A. Korotneff und von Dr. Weber — denen ich hier meinen größten Dank ausspreche — aus Villefranche bekommen, theilweise hier in Odessa gesammelt habe.

Bevor ich mich aber zur Übersicht der Organogenese der Tunicaten wende, will ich hier eine kurze Zusammenstellung der Hauptergebnisse meiner embryologischen Untersuchungen an Diplosomiden und Didemniden geben. Zum Schluss werde ich zur Beurtheilung der eigenthümlichen Fortpflanzung von *Diplosoma Listeri* übergehen, um die Frage nach dem Wesen dieser Fortpflanzung und nach der Beziehung derselben zu den anderen Fortpflanzungsarten der Tunicaten entscheiden zu können.

a. Zusammenstellung der Ergebnisse über die Entwicklung der Didemniden und Diplosomiden.

1) Die Eierstöcke der Diplosomiden und der Didemniden zeichnen sich durch die Abwesenheit der Eileiter vor denen der anderen Ascidien aus. In Folge dessen wird das Ei, nachdem es zur Reife gelangt ist, nicht durch den Eileiter evacuirt, sondern treibt die mütterlichen Körperbedeckungen nach außen hervor, wird davon umhüllt und schnürt sich sammt diesen vom Mutterleibe ab. Es gelangt in die Cellulosehöhle und wird hier entweder am Fixationsfortsatze (*Diplosoma*) befestigt oder liegt frei (*Didemnum*).

2) Das Ei ist sehr dotterreich. Es wird von den Kalymmocyten umgeben und von der Follikelhaut und dem mütterlichen Ektoderm umhüllt. Die Kalymmocyten liegen zwischen der Eizelle und der Follikelhaut entweder frei (*Diplosoma*) oder in einer besonderen gallertigen Substanz (»Eigallerte«) eingeschlossen.

3) Die Furchung ist inäqual und führt zur Bildung einer epibolischen Gastrula. Die beiden ersten Furchen sind meridional; die 3. ist äquatorial, theilt das Ei in 2 aus je 4 Zellen bestehende Gruppen und entspricht der frontalen Körperebene. Von den beiden Gruppen ist die ventrale die Anlage des Ektoderms, die dorsale die des Mesoentoderms. Das Mesoderm differenzirt sich bei *Diplosoma* früh in Form von 2 Zellen am hinteren Körperende, welche durch weitere Theilung die beiden symmetrischen Mesodermplatten hervorbringen.

4) Die beiden Mesodermplatten stellen die gemeinschaftliche Anlage des Rumpf- und des Schwanzmesoderms dar, die sich ziemlich früh, mit dem Auftreten des Schwanzes von einander abtrennen. Das Rumpfmesoderm zerfällt dann in Mesenchymzellen, das Schwanzmesoderm wird gänzlich zur Bildung der Schwanzmusculatur verbraucht.

5) Die Entwicklung des Nervensystems fängt mit der Bildung der Nervenplatte am hinteren Ende der dorsalen Fläche des Embryos an. Die weiteren Vorgänge in der Nervenanlage bestehen in der rinnenförmigen Krümmung der Nervenplatte und im Verschluss der Nervenrinne zum Nervenrohr, welcher hinten beginnt und allmählich nach vorn schreitet. Der vordere Neuroporus bleibt bei *Didemnum* ziemlich lange offen. Einen Canalis neurentericus habe ich weder bei *Diplosoma*, noch bei *Didemnum* beobachtet.

6) Nach vorn, vor dem Neuroporus endet das Nervenrohr in einen Blindsack, welcher die Anlage des primären Trichters darstellt. Rechts davon bildet sich eine Erweiterung des Nervenrohres, die sich später in die Sinnesblase verwandelt. Der Abschnitt des Nervenrohres hinter dieser liegt theilweise im Rumpf, theilweise im Schwanz des Embryos. Der Rumpftheil des Nervenrohres verdickt sich beträchtlich, verliert seine Höhle und verwandelt sich in das Rumpfmark; der Schwanztheil bleibt dünn und stellt das Rückenmark dar.

7) Bei den Embryonen von *Diplosoma* bildet sich auf der rechten Seite des Nervenrohres ein röhrenförmiger Fortsatz — das laterale Nervenrohr —, welcher sich ventral verlängert und zur Anlage des Nervensystems des ventralen Individuums wird. Er fehlt bei *Didemnum* gänzlich.

8) Die Ausbildung der verschiedenen Theile des Nervenrohres geht in folgender Weise vor sich. Der primäre Trichter verdickt sich hinten zu einer ganglionären Anschwellung, welche sich in das Gehirnganglion verwandelt. Der vordere Theil des Trichters tritt in offene Verbindung mit dem Kiemensack und functionirt weiter als Trichter (Infundibulum), den ich als secundären Trichter bezeichne. In der Sinnesblase bildet sich die Chorioideafalte als Anlage der Chorioidea. Die äußere Wand der Sinnesblase differenzirt sich in Retina- und Linsenzellen. Von letzteren, deren 3 sind, scheidet nur eine einzige den Linsenkörper aus. Das Rumpfmark persistirt bei den verwandelten Larven als Visceralnerv. Das Rückenmark unterliegt einer regressiven Metamorphose. Bei dem

ventralen Individuum von *Diplosoma* scheinen nur der secundäre Trichter und das Gehirnganglion aus dem lateralen Nervenrohr gebildet zu werden, dagegen die übrigen Theile des Nervensystems (Sinnesblase, Rumpf- und Rückenmark) gänzlich zu fehlen.

9) Die primäre Darmhöhle wird bei *Diplosoma* und *Didemnum* in übereinstimmender Weise angelegt. Sie tritt zunächst als epithelartige Platte — Darmplatte — auf, die sich aus dem Entoderm differenzirt. Durch 2 seitliche Hervorwölbungen der Darmplatte entstehen die beiden Seitenschläuche der primären Darmhöhle, die axialwärts wachsen, dort verschmelzen und die axiale Darmhöhle bilden. Nach der Vollendung dieses Processes besteht die primäre Darmhöhle aus 3 Theilen: der axialen Darmhöhle und dem rechten und dem linken Seitenschlauche. Aus der axialen Darmhöhle bildet sich bei *Didemnum* der Kiemensack, bei *Diplosoma* nur der des dorsalen Individuums. Die Seitenschläuche sind theilweise die Anlagen des Darmcanals, theilweise bilden sie die Kiemenschläuche, welche in keiner Beziehung zum Darmcanal stehen.

10) Die Differenzirung der Seitenschläuche geht bei *Diplosoma* und *Didemnum* in abweichender Weise vor sich. Bei *Dipl.* theilt sich der rechte Seitenschlauch in den vorderen Kiemenschlauch, welcher als Anlage für den Kiemensack des ventralen Individuums dient, und den hinteren Magenschlauch, woraus die Mägen der beiden Individuen entstehen. Der linke Seitenschlauch — Darmschlauch oder die Anlage der Därme beider Individuen — bleibt hingegen ungetheilt. Bei *Did.* bildet sich an der Grenze des rechten Seitenschlauches und der axialen Darmhöhle ein Blindsack, welcher seiner Lage und Entwicklung nach dem Kiemenschlauch von *Dipl.* entspricht und als rechter Kiemenschlauch zu bezeichnen ist. Der rechte Seitenschlauch selbst stellt den Magenschlauch dar und verwandelt sich später in den Magensack. Es bildet sich aber auch ein entsprechender linker Kiemenschlauch, welcher vor dem linken Seitenschlauch — Darmschlauch — aus dem Kiemensacke entsteht. Bei *Did.* ist demnach die primäre Darmhöhle symmetrisch angelegt.

11) Die weiteren Verwandlungen der Seitenschläuche von *Didemnum* gehen in folgender Weise vor sich. Die beiden Kiemenschläuche wachsen ventral gegen einander, verlöthen sich mit ihren blinden Enden und bilden eine Blase, die sich davon trennt und die Pericardiumblase bildet. Der Magenschlauch verschmilzt auf der Bauchseite des Embryos mit dem Darmschlauche, und beide zu-

sammen liefern den Darmcanal. Der Darmschlauch trennt sich vom Kiemensack ab, tritt mit dem linken Peribranchialsacke in Verbindung und bricht endlich durch den Anus in die Cloacalhöhle durch.

12) Die Verwandlungen der Seitenschläuche von *Diplosoma* sind viel complicirter als bei *Did.* Jeder von den 3 Seitenschläuchen schnürt sich in der Mitte seiner Länge so ein, dass ein dorsales und ein ventrales Stück entsteht. Die dorsalen dienen als Anlagen des Darmcanals des dorsalen Individuums, die ventralen als die des ventralen, mit Ausnahme des Kiemenschlauches, dessen dorsaler Theil sich in einen Verbindungscanal zwischen den Kiemensäcken des dorsalen und ventralen Individuums verwandelt. Nach der Theilung der Seitenschläuche verbinden sich die entsprechenden Stücke des Magenschlauches mit denen des Darmschlauches, und so bildet sich der Kiemendarmapparat beider Individuen. Die dorsalen Stücke des Magenschlauches und des Darmschlauches verwachsen an ihren distalen Enden und bilden den Darmcanal (Magen und Darm) des dorsalen Individuums, wobei das proximale Ende des Darmschlauches sich vom Kiemensacke trennt. Die blinden Enden der ventralen Stücke des Magen- und des Darmschlauches verwachsen ebenfalls und bilden die entsprechenden Theile des Darmcanals des ventralen Individuums, wobei das hintere Ende des Darmschlauches mit dem linken Peribranchialsack des ventralen Individuums in Verbindung tritt. Der Kiemenschlauch wächst zum Kiemensack des ventralen Individuums aus, welcher hinten eine Ausstülpung zum entsprechenden Magensacke schickt, nämlich die Anlage des Ösophagus des ventralen Individuums. Eine ähnliche Ausstülpung bildet sich auch vom dorsalen Kiemensacke und wird zum Ösophagus des dorsalen Individuums.

13) Die Peribranchialsäcke entstehen als Ektodermeinstülpungen. Bei *Did.* giebt es nur 1 Paar dieser peribranchialen Einstülpungen, bei *Dipl.* dagegen 2 Paare, ein dorsales und ein ventrales, von denen jenes die Anlage der Peribranchialsäcke des dorsalen, dieses die des ventralen Individuums ist. Die peribranchialen Einstülpungen schließen sich in beiden Familien ziemlich früh.

14) Die Bildung der Kiemenstigmen, der Cloacalhöhle und der Cloacalöffnung tritt am deutlichsten bei *Did.* hervor. Vor dem Schluss der peribranchialen Einstülpungen bilden sich aus dem Kiemensacke 2 seitliche Ausstülpungen, die den Peribranchialsäcken entgegenwachsen, sich damit verlöthen und, indem sie in die Höhle

derselben durchbrechen, das 1. Paar der Kiemenspalten — die primären Kiemenspalten bilden. Alle anderen Kiemenspalten resp. Kiemenstigmen, die ich als secundär bezeichne, kommen viel später zum Vorschein. Die dorsalen Theile beider Peribranchialsäcke wachsen gegen einander, fließen zusammen und bilden die Cloacalhöhle, welche vom Kiemensacke durch eine canalförmige Abtheilung der Leibeshöhle, den subcloacalen Blutsinus, getrennt ist. Nach der Entstehung der Cloacalhöhle bildet sich hinter der Sinnesblase die ektodermale cloacale Einstülpung, die in die Cloacalhöhle durchbricht und die Cloacalöffnung so wie den äußeren Theil der Cloacalhöhle liefert.

15) Der Cellulosemantel bildet sich auf Kosten der Kalymmocyten. Bei *Dipl.* sammeln sich diese zu beiden Seiten des Rumpfes und Schwanzes des Embryos an und bilden 2 symmetrische Kalymmocytenplatten, die später durch Ausbildung der Cellulosesubstanz und Verflüssigung des Zellinhaltes der Kalymmocyten wabenförmig werden und sich in die Celluloseplatten verwandeln. Diese breiten sich allmählich über die ganze Oberfläche des Embryos aus. Bei *Did.* sind die Kalymmocyten von Anfang an in die gallertige Umhüllung des Eies — Eigallerte — eingeschlossen, treten aber später hervor, heften sich an ihre Oberfläche und verwandeln sich schließlich in die Waben des Cellulosemantels. Bei *Did.* ist unter der Wabenschicht, welche die äußere Schicht des Cellulosemantels bildet, noch eine Faserschicht vorhanden. Diese bildet sich auf Kosten der Ektodermzellen, welche faserige Fortsätze ausschicken und schließlich selbst in den Cellulosemantel einwandern.

16) Die Embryonen fangen schon vor dem Ausschlüpfen an, sich durch Knospung fortzupflanzen. Es bilden sich nämlich kleine Ausstülpungen des Ösophagus, welche während der Metamorphose (bei *Did.* noch später) zu neuen Individuen werden. Bei *Dipl.* treten die Knospen an beiden Individuen auf.

Es fragt sich nun: kann man nach den eben angegebenen Entwicklungsvorgängen die nähere Verwandtschaft der Diplosomiden und Didemniden mit irgend einer der Tunicatengruppen bestimmen? Die Entwicklung der meisten Organe der beiden erwähnten Familien zeigt keine hervorragenden Eigenthümlichkeiten, nach denen man die Frage nach der speciellen Verwandtschaft entscheiden könnte. Nur die Entwicklung des Darmcanals weicht von der der meisten Ascidien ab und hat große Ähnlichkeit mit der bei *Pyrosoma*, wo wie bei jenen der Darm ursprünglich mit dem Kiemensack verbunden ist.

Diese Entwicklung des Darmcanals ist jedenfalls von der der anderen Ascidien so weit verschieden, dass sie in der That als ein Hinweis auf die Verwandtschaft der beiden Familien mit *Pyrosoma* angesehen werden kann. In diesem Schlusse stimme ich mit GIARD[1] überein, obwohl er ihn auf andere Gründe basirt, die ich nicht anerkenne.

b. Zur Organogenese der Tunicaten.

Bei den Ascidien trifft man sowohl Formen an, die sich durch eine starke Condensirung ihrer ontogenetischen Vorgänge auszeichnen, als auch solche, welche in ihrer Ontogenese die vollständige Reihe der mannigfaltigen Entwicklungserscheinungen beibehalten haben. Die Condensirung tritt in der Ontogenese anderer Tunicaten noch schärfer hervor. Die cenogenetischen Vorgänge haben die Entwicklung dieser Thiere so modificirt, dass es manchmal sehr schwer ist, den Zusammenhang einzelner embryologischen Vorgänge mit denen bei anderen Tunicaten zu verstehen. Auf Grund des anatomischen Baues, der Fortpflanzung und der Embryogenese ist man daran gewöhnt, in den systematischen Thiergruppen primäre Entwicklungsformen und secundäre, die von jenen durch cenogenetische Veränderungen abweichen, zu unterscheiden. Bei der Beurtheilung der phylogenetischen Fragen legt man ein großes Gewicht auf diese primären Formen und nimmt dabei stillschweigend an, dass bei ihnen die Entwicklung aller Organe die ursprünglichsten Verhältnisse darbiete. Dagegen haben die condensirten Formen insofern für die Embryologen ein Interesse, als sie ein Bild von der cenogenetischen Entwicklung — deren Ursache wir meistens nicht kennen — entwerfen. Man lässt dabei die principielle Frage unentschieden, wie weit die Cenogenesis in die Entwicklung einzelner Organe eingreift und sie modificirt, sowie ob wir in der That die primären Entwicklungsvorgänge nur bei den sogenannten primären Formen einer gegebenen Thiergruppe antreffen, oder ob nicht im Gegentheil bei den sogenannten secundären (condensirten) Formen die primären Entwicklungsvorgänge einzelner Organe noch schärfer hervortreten können, als bei den primären. Theoretisch bietet die Möglichkeit eines solchen Vorkommens der primären Entwicklungsvorgänge bei den condensirten Formen keine Schwierigkeit

[1] GIARD, Note sur l'embryogénie des Tuniciers du groupe des Luciae. in: Compt. Rend. Tome 81 1875 pag. 1214ff.

dar. Warum sollen die Bedingungen, welche den Entwicklungsgang im cenogenetischen Sinne modificirt haben, auf die Entwicklung aller Organe ihren Einfluss ausüben? Können nicht einzelne Organe von diesem Einfluss verschont werden? Woher wissen wir, dass bei den sogen. primären Entwicklungsformen die Entwicklung einzelner Organe den cenogenetischen Einflüssen unterlag, während die der anderen Organe frei davon geblieben ist? Unsere Kenntnisse von der correlativen Veränderlichkeit der Organismen befinden sich auf einer ziemlich niedrigen Stufe. Unsere Bezeichnung der oder jener Form als primär oder secundär hat keinen absoluten Werth und gründet sich in den meisten Fällen auf das Gutdünken dieses oder jenes Beobachters. Wenn wir auch aus der Summe der Beobachtungen über Bau und Entwicklung des Organismus sichere Schlüsse auf den primären oder secundären Charakter desselben ziehen können und die eine Form als primär, die andere als secundär bezeichnen, so ist damit noch nicht gesagt, dass nun auch alle Organe in einem solchen Organismus einen primären Bau und eine primäre Entwicklung darbieten müssen, und dass dieser Organismus der Urform am nächsten gestellt werden muss. In dieser Beziehung kann ich die nicht genug geschätzten Worte von Davidoff[1] anführen, welcher sagt: »Eigenthümlich bleibt es immer, dass gerade bei *Distaplia*, die in ihrer Entwicklung am meisten von den Urformen abweicht, der Schwanzdarm primitivere Verhältnisse darbietet. Dies zeugt wiederum dafür, dass bei vielfachen Um- und Rückbildungen einer Form ihre verschiedenen Organe nicht gleichen Schritt halten: die einen gestalten sich derart um, dass sie kaum noch die ursprünglichen Verhältnisse erkennen lassen (bei *Distaplia* die Chorda); die anderen hingegen verhalten sich so primitiv, dass sie über die jetzt lebenden Formen hinaus auf Zustände, welche man erst bei den gemeinsamen Vorfahren vorausgesetzt hat, bezogen werden müssen (Schwanzdarm von *Distaplia*). Desshalb halte ich es nicht für richtig, wenn man bei vergleichend-morphologischen Beobachtungen allein von den sogenannten primitiven Formen ausgeht«.

Die Organogenese der Tunicaten bietet die mannigfaltigsten Erscheinungen von hervorragender theoretischer Bedeutung dar, und zwar geben nicht nur die primären, sondern auch die secundär umgebildeten Repräsentanten in ihrer Ontogenese die wichtigsten Aufschlüsse für die Entscheidung allgemeiner morphologischer Fragen.

[1] Untersuch. etc. (s. oben pag. 509 Anm. 1) pag. 632.

Wir treffen hier Organe von secundärem Ursprung, welche die verschwundenen primären ersetzen und doch diesen ziemlich gleich gebaut sind, wie z. B. die Augenblasen der Salpen. Wir treffen ferner bei Formen, die allem Anschein nach den condensirten Entwicklungscyclus durchlaufen, die primitivste Entwicklung einiger Organe an, die bei Formen mit sogen. primärem Entwicklungscyclus nicht zum Vorschein kommen, z. B. die primären Kiemenspalten; endlich sehen wir, wie Organe, die aus complicirten Anlagen entstehen, im Laufe der Organogenese hinter einander in mehreren Formationen auftreten und die mannigfaltigste Ausbildung zeigen: durch das Verschwinden der einen, durch die enorme Entwicklung der anderen von diesen Anlagen treten die verschiedensten Modificationen dieser Organe auf, deren Zusammenhang nur auf Grund der Entwicklungsgeschichte erklärt werden kann. Fangen wir mit der Betrachtung des Nervensystems an!

1. Das Nervensystem

ist in seinem ausgebildeten Zustande bei allen Tunicaten ziemlich gleich entwickelt. Es besteht bei den Ascidien so gut wie bei den Salpen und Dolioliden aus einem soliden Ganglion, welches man als Gehirnganglion zu bezeichnen pflegt und welches ein Paar Nerven zu den Organen schickt. Nach dem anatomischen Bau desselben ist nicht zu bezweifeln, dass es bei allen Tunicaten durchaus homolog ist. Die Aufgabe der Entwicklungsgeschichte ist es nun, diese Homologie näher zu prüfen, zu begründen oder in Abrede zu stellen. Diese Aufgabe kann durch die Vergleichung der Entwicklung des Nervensystems verschiedener Tunicaten und durch die Zurückführung derselben auf eine gemeinschaftliche Urform gelöst werden. Die grobe Vergleichung der Entwicklung zeigt schon einen bedeutenden Unterschied in der Anlage dieses Organs bei den geschwänzten Ascidienlarven einerseits und den schwanzlosen Embryonen von Pyrosomen und Salpen andererseits. Da letztere auch in manchen anderen Beziehungen auf die Abkürzung der Entwicklung hinweisen, so können wir unfehlbar die embryonale resp. larvale Form des Nervensystems der Ascidien als die der Urform dieses Organs nächste betrachten und davon die anderen Formen, wie die der Pyrosomen und Salpen, ableiten. Sie steht auch dem Nervensystem der Appendicularien am nächsten.

Bei den Ascidien tritt bekanntlich zuerst eine Nervenrinne auf, welche sich von hinten nach vorn allmählich schließt und in ein Nervenrohr verwandelt. Dieses ist eine Zeit lang nach außen durch den vorderen Neuroporus geöffnet, welcher sich später ebenfalls schließt. Der im Rumpfe liegende vordere Theil des Nervensystems unterliegt sofort den wichtigen Umwandlungen, welche zur Differenzirung der speciellen Organe, nämlich des Trichters, der Sinnesblase und des Rumpfmarkes führen und folgendermaßen verlaufen. Der Theil des Nervenrohres, welcher später zwischen die beiden Öffnungen des Embryonalleibes zu liegen kommt — der interosculare Theil, wie man ihn nennen kann — wird blasenförmig, und diese Blase stellt nun die Anlage der Sinnesblase dar, welche bei den meisten embryologisch untersuchten Ascidien rechts von dem Trichter liegt. Der Rest des interoscularen Theiles des Nervenrohres behält seine röhrenförmige Gestalt bei und ist die Anlage des Trichters. Weiter hinten verdickt sich das Nervenrohr ventral beträchtlich, wird später von den beiden Peribranchialsäcken überwachsen und stellt das Rumpfmark dar. Den caudalen Theil des Nervenrohres, welcher bei der Metamorphose am frühesten verschwindet, kann man als Rückenmark bezeichnen. Diese typische Differenzirung des Nervenrohres wird durch die Textfigur 2 A erläutert. Die weitere Differenzirung bezieht sich zunächst auf die Umwandlung der Sinnesblase und die Bildung des Gehirnganglions. Bei den meisten Ascidien — *Ciona*[1], *Clavellina*[2] und *Distaplia*[3] — bildet sich letzteres aus der Wand der Sinnesblase als eine Verdickung, oder sogar wie bei *Distaplia* als besondere Blase, die von mir als Gehirnblase bezeichnet wurde. Die eben hervorgehobene Bildung des Gehirnganglions und seine Lage an der Seite und im hinteren Theile der Sinnesblase mögen als primär betrachtet werden, und zwar 1) desswegen, weil sie bei den meisten Ascidien auftritt, und 2) weil sie dem Bau der Appendicularien (Textfigur 2 C) entspricht. Das interosculare oder vordere Ganglion von *Oikopleura* (Taf. 24 Fig. 131, 132, 133 *Gg*), welches dem Gehirnganglion anderer Ascidien gleichkommt, nimmt auch dieselbe Stellung zur Sinnesblase ein, welche für die Ascidienlarven charakteristisch ist. Es ist ein wulstförmig verlängerter, solider Körper, der (Fig. 132 *Gg*) der Wand der

[1] Studies etc. (s. oben pag. 526 Anm. 1) pag. 300—316.

[2] Ed. van Beneden & Ch. Julin, Le système nerveux central des Ascidies etc. in: Bull. Acad. Belg. (3) Tome 8 1884 pag. 13 ff. (pag. 35—62).

[3] Morph. Studien etc. (s. oben pag. 549 Anm. 1) pag. 57.

Sinnesblase angewachsen ist und auf den Querschnitten (Fig. 133 *Gg*) zwischen der letzteren und dem Trichter liegt.

Eine andere Bildungsart des Gehirnganglions kommt den Didemniden und Diplosomiden zu (Textfigur 2 B). Das Gehirnganglion (*Gg*) dieser Ascidien kommt viel später als bei jener Gruppe zum Vorschein und steht in keiner Beziehung zur Sinnesblase, sondern ist eine Verdickung der Trichterwand. In Folge dieser Differenzirung des Trichters in Ganglion und definitiven Trichter habe ich den ur-

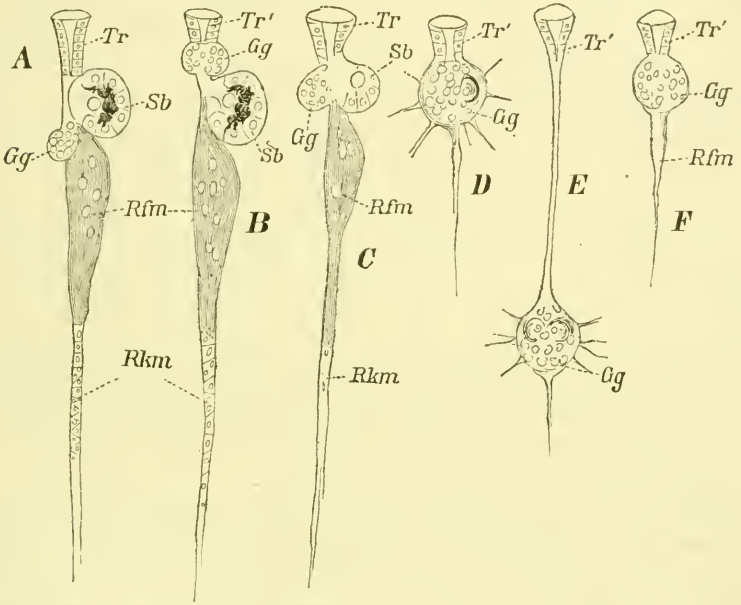


Fig. 2. Schematische Darstellung des Nervensystems der Tunicaten: A der Ascidienlarve; B der Larve von Didemniden und Diplosomiden; C der Appendicularien; D des Embryos von *Pyrosoma*; E des Salpenembryos; F von *Doliolum*. — *Tr* und *Tr'* Trichter; *Sb* Sinnesblase; *Gg* Gehirnganglion; *Rfm* Rumpfmark; *Rkm* Rückenmark.

sprünglichen Trichter der Didemniden und Diplosomiden als primär, den bleibenden als secundär bezeichnet. Der primäre Trichter der Didemniden und der Diplosomiden ist demgemäß dem definitiven anderer Ascidien homolog, während der definitive Trichter der ersteren nur dem vorderen Theile des letzteren entspricht.

Die eben beschriebene Bildung des Gehirnganglions der Didemniden und Diplosomiden bekommt einen besonderen Werth, wenn wir die Entwicklung dieses Organs bei den anderen Tunicaten, namentlich bei den Pyrosomen und Salpen kennen lernen. Es ist bekannt,

dass die Anlage des Gehirnganglions und des Trichters bei den letztgenannten Tunicaten eine geschlossene Blase ist, welche an Länge hinter dem Nervenrohr der Ascidienlarven bedeutend zurücksteht. Diese Nervenblase hat eine Lage, welche der des interoscularen Theiles des Nervenrohres der Ascidienlarven entspricht. Ihre Umwandlungen sind denen des primären Trichters der Didemniden und Diplosomiden sehr ähnlich. Sie bestehen nämlich in der Verdickung der Hinterwand der Blase, wodurch ihre Höhle allmählich verdrängt und ihr verdickter Theil in ein solides Ganglion verwandelt wird. Der vordere Theil der Nervenblase tritt dann in offene Communication mit der Kiemenhöhle und verwandelt sich in den Trichter, welcher bei den Salpen als solcher bestehen bleibt, während er bei den Pyrosomen durch die spätere Ausstülpung der Schlundwand verdrängt wird[1]. Die eben besprochene Entwicklung des Gehirns und Trichters der Pyrosomen und Salpen sind in der Textfigur Fig. 2 D und E dargestellt. Der Vergleich dieser Abbildung mit denen, welche das Nervensystem der Ascidienlarven und der Appendicularien darstellen (Fig. 2 A, B u. C), weist direkt auf die starke Reduction der Anlage des Nervensystems der Pyrosomen und Salpen hin: es fehlt der größte Theil des differenzirten Nervenrohres der Ascidienlarven und der Appendicularien; Sinnesblase, Rumpf- und Rückenmark sind bei ihnen gar nicht angelegt, und der vordere, interosculare Theil der Nervenanlage ist bei ihnen der einzige.

Wenn wir nun die Frage nach der Homologie des Nervensystems der verschiedenen Tunicatengruppen aufstellen, so haben wir in den obigen Thatsachen hinreichendes Material, um diese Frage richtig zu entscheiden. In meiner ersten Arbeit über die Embryologie der Tunicaten[2] habe ich eine Ansicht ausgesprochen, die ich jetzt nicht mehr aufrecht halten kann, nämlich dass die Nervenblase der Salpen dem ganzen Nervensystem der Ascidienlarven entspreche. Zu einem solchen Schluss bin ich damals durch eine nicht zutreffende Deutung der 3 Erweiterungen der Nervenblase der Salpen geführt worden, die ich für die Homologa der 3 Theile des Nervensystems der Ascidienlarven hielt. Metcalf[3], welcher meine Ansicht nicht

---

[1] W. Salensky, Beiträge zur Embryonalentwicklung der Pyrosomen. in: Z. Jahrb. Abth. Morph. 5. Bd. 1891 pag. 1 ff. (pag. 24).

[2] W. Salensky, Über die embryonale Entwicklung der Salpen. in: Zeit. Wiss. Z. 27. Bd. 1877 pag. 217.

[3] M. Metcalf, On the Eyes and Subneural Gland of *Salpa*. in: (Brooks, The Genus *Salpa*. in:) Mem. Biol. Lab. J. Hopkins Univ. Vol. 2 pag. 305 ff.

theilt, schlägt eine andere vor, nach welcher »the ganglion of the Salpa is homologous with only the visceral [also Gehirnganglion und Rumpfmark] portion of the larval ascidian nervous system« (pag. 355). METCALF stützt sich in seinen Äußerungen auf die Topographie der Anlage des Visceralganglions der Ascidien: »in favor of this homology there are the followings points: 1) It is only in the visceral portion of the larval ascidian nervous system that the ventral wall of the neural canal is thickened. Only that portion of the embryonic Salpa's neural canal which has a thickened ventral wall persists to form the adult ganglion. 2) The adult ascidian ganglion is formed from the dorsal cells of the visceral portion of the larval nervous system. The main portion (dorsal two thirds or three fourths) of the adult Salpa ganglion is derived from the dorsal cells of that portion of the embryonic nervous system which has a thickened ventral wall. The remainder is formed from this thickened portion of the ventral wall of the neural canal. The dorsal part of the ganglion would seem, then, to be certainly homologous with the ganglion of ascidians and Pyrosoma« (pag. 356). Diese Argumentation von METCALF scheint mir schon aus dem Grunde nicht ganz zuzutreffen, weil sie sich hauptsächlich auf die Lage der Verdickung des Nervenrohres stützt. Diese kann aber in bedeutendem Grade modificirt werden. Wir wissen, dass in den einander ganz ähnlichen Anlagen des Gehirnganglions, wie es die Nervenblasen von *Pyrosoma*- und von *Salpa*-Embryonen sind, in dem einen Falle (*Pyrosoma*) das Gehirnganglion aus einer dorsalen, im anderen aus einer ventralen Verdickung entsteht. Sie können also einander nicht homolog sein, obwohl sie in den ersten Stadien vollkommen identisch sind. Das Ganglion von *Pyrosoma* ist demnach dem Gehirnganglion der Ascidienlarven, das der Salpen dem Gehirnganglion + Visceralganglion derselben homolog; ferner verlieren die Pyrosomen, welche überhaupt den Ascidien viel näher als die Salpen stehen, das Visceralganglion, während die Salpen es bewahrt haben. Dieser Schluss stimmt nun mit dem phylogenetischen Verhalten, welches wir aus der Entwicklungsgeschichte kennen, nicht überein. Die Pyrosomen sind jedenfalls eine Gruppe, die von der Ascidienstammform viel weniger abweicht als die Salpen. Weiter muss ich notiren, dass METCALF in seinen Deductionen die wichtigen topographischen Verhältnisse der Nervenanlage zu den anderen Organen sehr wenig beachtet hat, während sie doch bei der Beurtheilung der morphologischen Verhältnisse der Nervenorgane nicht ohne Bedeutung sind.

Die 3 oben hervorgehobenen Theile des differenzirten Nervenrohres der Ascidienlarve (Trichter, Rumpf- und Rückenmark) nehmen immer eine gewisse und ganz bestimmte Lage in Bezug auf die anderen Organe ein. Trichter und Sinnesblase liegen nämlich bei allen Ascidienlarven interoscular, und dies ist so charakteristisch, dass man diese Theile selbst beim Verschwinden des Restes des Nervenrohres ohne Weiteres hieran erkennen kann. In derselben Weise ist auch die Lage des Rumpfmarkes in einer Höhle zwischen der Cloacalhöhle und dem Kiemensack, nämlich im subcloacalen Blutsinus, bei den Ascidienlarven, und die Lage des Rückenmarkes im Inneren des Schwanzes für diese beiden Nervenorgane sehr charakteristisch. Wenn wir ein stark reducirtes Nervensystem, wie das der Pyrosomen und Salpen, aus dem Typus der Ascidienlarven ableiten wollen, so müssen wir jedenfalls diese charakteristische Lage seiner Theile beachten, besonders dann, wenn wir keine anderen ernsten Anhaltspunkte mehr für unseren Vergleich besitzen. Dagegen ist die von Metcalf als charakteristisch für die Beurtheilung des Nervensystems der Pyrosomen und Salpen angeführte Lage der Verdickung des primären Nervenrohres (dorsal für das Gehirnganglion, ventral für das Rumpfmark) schon desshalb nicht besonders stichhaltig, weil das Gehirnganglion bei den verschiedenen Ascidienlarven an verschiedenen Stellen des Nervenrohres angelegt werden kann. Bei *Distaplia* entsteht es aus der Verdickung der lateralen und der ventralen Wand der Sinnesblase, bei den Didemniden und den Diplosomiden liegt dagegen die nämliche Verdickung vor der Sinnesblase, am hinteren Theile des Trichters, tritt zunächst an der dorsalen Wand des letzteren auf und breitet sich später nach den Seiten gleichmäßig aus, so dass das Lumen des Nerven- resp. Trichterrohres seine centrale Lage bewahrt (Taf. 20 Fig. 59, 58, 65).

Genau dasselbe Verhalten bietet die Entwicklung des Gehirnganglions der Pyrosomen und Salpen dar. In beiden Fällen ist die Anlage des Gehirnganglions und des Trichters eine geschlossene Blase, welche interoscular d. h. zwischen der späteren Einfuhr- und Auswurfsöffnung liegt. Diese Blase aber ist die einzige Anlage des ganzen Nervensystems, und da wir nirgend im Embryo etwas antreffen, was der Sinnesblase, dem Rumpf- und Rückenmark entsprechen könnte, so dürfen wir annehmen, dass die Nervenblase der Pyrosomen und Salpen nur dem vorderen, interoscularen Theile des Nervenrohres der Ascidienlarve, nämlich dem primären Trichter homolog ist. Da ferner

bei den Pyrosomen und Salpen keine Anlage der Sinnesblase, des Rumpf- und Rückenmarkes vorhanden ist, so dürfen wir daraus schließen, dass ihre Nervenanlage stark reducirt ist, und dass diese Reduction in dem Mangel der Rumpf- und Schwanztheile des larvalen Nervensystems der Ascidien besteht.

Aus diesen Überlegungen ergiebt sich, dass das Nervensystem der Ascidienlarven als Ausgangspunkt für die Entwicklung desselben bei allen anderen Tunicaten betrachtet werden darf. Zwischen dem Nervensystem der Ascidienlarven und der reducirten Nervenanlage der Pyrosomen und Salpen besteht aber eine große Kluft, welche durch eine Zwischenform ausgefüllt sein muss. Eine solche Zwischenform ist bei den Tunicaten zu suchen, welche einerseits in ihrem Entwicklungscyclus noch die geschwänzte Larvenform beibehalten, andererseits den Übergang zu den metagenetischen Tunicaten darstellen. Solche Tunicaten treffen wir in der That in den Dolioliden an. *Doliolum*, der einzige Repräsentant dieser Gruppe, dessen Entwicklungscyclus genau bekannt ist, schlüpft bekanntlich als geschwänzte Larve aus, welche den Ascidienlarven sehr ähnlich ist, hat aber als Larve bereits einen Stolo prolifer, welcher für die metagenetischen Tunicaten charakteristisch ist. Leider kennt man die Entwicklung des Nervensystems von *Doliolum* nur ziemlich oberflächlich. Die einzigen genaueren Untersuchungen von Ulianin[1] lassen mehrere Fragen hierüber unentschieden. So wird darin nicht angegeben, ob bei den Larven ein Rückenmark vorhanden ist oder nicht. Seine Anwesenheit ist schon aus der vollkommenen Ähnlichkeit des Schwanzes der Larve von *Doliolum* mit dem bei den Ascidien sehr wahrscheinlich. Aus den positiven Befunden von Ulianin ergiebt sich, dass die Anlage des Nervensystems sich durch einen enormen Umfang und den Mangel einer Höhle auszeichnet. Sie liegt nicht nur interoscular, sondern setzt sich auch nach hinten unter die Cloacaleinstülpung fort. In ziemlich späten Stadien wird dieser hintere Theil der Nervenanlage immer feiner und verwandelt sich zuletzt in einen Nerven, welchen Ulianin als N. branchialis bezeichnet. Die Lage dieses Nerven weist darauf hin, dass er dem Rumpfmark homolog sein muss (Ulianin Taf. 6 Fig. 14). Natürlich können wir diese Homologie nur auf Grund des Verlaufes des N. branchialis

[1] B. Ulianin, Die Arten der Gattung *Doliolum* im Golfe von Neapel und den angrenzenden Meeresabschnitten. in: Fauna Flora Golf. Neapel 10. Monographie 1884.

und seines Verhaltens zur Cloacaleinstülpung annehmen, da die anderen Organe, welche bei den Ascidienlarven die Topographie des Rumpfmarkes bestimmen, nämlich die Peribranchialblasen, bei den Dolioliden gar nicht angelegt sind. Ist diese Homologie richtig, so finden wir bei der *Doliolum*-Larve zwei wichtige Bestandtheile des Nervensystems der Ascidienlarven, den primären Trichter und das Rumpfmark, wieder, die aber bedeutend verändert erscheinen. Der primäre Trichter, woraus das Gehirnganglion nebst dem secundären Trichter und dem subganglionären Körper entsteht, ist ein sehr großer, solider Körper, welcher sich später aushöhlt. Dagegen ist das Rumpfmark sehr unansehnlich (Holzschnitt 2 F). Die Sinnesblase, einer der constantesten Theile des larvalen Nervensystems der Ascidien, ist bei *Doliolum* gar nicht angelegt. Daraus darf man offenbar schließen, dass das larvale Nervensystem von *Doliolum*, obwohl es viele Ähnlichkeit mit dem der Ascidienlarven zeigt, doch stark reducirt ist, und dass seine Reduction gerade in demselben Sinne, obwohl in geringerem Grade, wie bei den Salpen vor sich geht. Bei *Doliolum* sind nämlich diejenigen Theile des Nervensystems reducirt, welche bei den Salpen nicht mehr zur Entwicklung kommen. Desswegen darf man jenes als eine Übergangsform zwischen dem Nervensystem der Ascidienlarven und dem der Salpenembryonen betrachten.

Bringt man nun alle diese Thatsachen zusammen, so kann man die Modificationen im Entwicklungsplan des Nervensystems tabellarisch folgendermaßen darstellen.

	Appendicularien	Ascidiae simplices, social. et comp. (ex parte)	Didemnidae et Diplosomidae	Pyrosomen	*Doliolum*	Salpae
Primärer Trichter	Trichter	Trichter	Secundärer Trichter + Gehirnganglion	Primärer Trichter	Secundärer ? Trichter + Gehirnganglion	Secund. Trichter +Gehirnganglion
Sinnesblase	Sinnesblase + Gehirnganglion	Sinnesblase + Gehirnganglion	Sinnesblase	fehlt	fehlt	fehlt
Rumpfmark	Rumpfm. (n. visceralis)	Rumpfmark (n. visceralis)	Rumpfmark (n. visceralis)	fehlt	Rumpfmark (n. branchialis)	fehlt
Rückenmark	Rückenmark	Rückenmark	Rückenmark	fehlt	fehlt?	fehlt

Die eben erörterten Homologien, welche ich auf die Befunde über die Entwicklung des Gehirnganglions der Didemniden und Diplosomiden gründe, geben zu einigen neuen Fragen Anlass. Zunächst ist es die Frage nach der Homologie des Auges der verschiedenen Tunicaten, welche eine genaue Besprechung verdient. Sie tritt uns jetzt in einem anderen Lichte als früher entgegen. In meinen morphologischen Studien an Tunicaten[1] habe ich nämlich die Homologie des Auges der Salpen und Ascidienlarven gegen GÖPPERT[2] vertheidigt. Zu derselben Ansicht wie ich ist auch TODARO[3] gekommen. Damals war mir aber die Entwicklung des Nervensystems der Didemniden und Diplosomiden nicht genau bekannt. Nun bin ich gezwungen, von dieser meiner Ansicht mich abzuwenden und die Deductionen von GÖPPERT, die im Ganzen mit denen von METCALF[4] übereinstimmen, als richtig anzuerkennen. Die vergleichend embryologische Untersuchung der Entwicklung des Auges weist darauf hin, dass bei den Salpen der Theil des Nervensystems nicht angelegt wird, der als Homologon der Sinnesblase der Ascidien angenommen werden könnte. Die Sinnesblase scheint schon bei den Dolioliden verschwunden zu sein, da wir bei ihnen weder in der Larve noch im ausgebildeten Zustande ein Auge antreffen. Das Auge der Salpen muss desswegen als eine Neubildung betrachtet werden, welche sich erst nach dem Verschwinden der Sinnesblase phylogenetisch entwickelt hat.

Die Seh- und Hörorgane haben sich bei verschiedenen Tunicaten selbständig entwickelt. Die Formen derselben, die wir bei den ausgebildeten Ascidien, Pyrosomen, Salpen und Dolioliden antreffen, haben mit der ursprünglichen Form, welche bei den Appendicularien und den Ascidienlarven vorkommt, nichts zu thun. Man kann wenigstens 4 Arten dieser Organe unterscheiden, die auch eine verschiedene Entstehung aufweisen: 1) die Sinnesblase der Ascidienlarven und der Appendicularien, die entweder ein Hörorgan (Appendicularien) oder dieses nebst dem Sehorgan (Ascidienlarven) darstellt; 2) das Sehorgan einiger ausgewachsenen Ascidien (*Phallusia*, *Cynthia*, *Clavellina*, *Amauroecium*), welches am Rande der Einfuhr- resp. Aus-

[1] Morph. Studien etc. (s. oben pag. 549 Anm. 1) pag. 70.

[2] E. GÖPPERT, Untersuchungen über das Sehorgan der Salpen. in: Morph. Jahrb. 19. Bd. 1892 pag. 250 ff.

[3] F. TODARO, Sull' organo visivo delle Salpe. in: Atti Accad. Lincei Rend. (5) Vol. 2 Sem. 2 pag. 374 ff. (pag. 381).

[4] Eyes etc. (s. oben pag. 564 Anm. 3) pag. 357.

wurfsöffnung in Form von Pigmentflecken auftritt; 3) das Sehorgan der Pyrosomen und Salpen, welches auf der Oberfläche des Gehirnganglions sitzt, und 4) das Hörorgan der Dolioliden, welches ektodermalen Ursprungs ist und sich ganz unabhängig vom Gehirnganglion bildet.

Die 4 eben citirten Arten der Seh- und Hörorgane lassen sich ihrem Ursprung nach sehr gut in 2 Gruppen theilen. Die eine enthält die Organe neuralen Ursprungs, und zu diesen gehört die Sinnesblase der Appendicularien und Ascidienlarven. In die 2. Gruppe muss man die Sehorgane der ausgebildeten Ascidien und die Hörorgane von *Doliolum* bringen, welche beide ektodermalen Ursprungs sind.

Die beiden zur 1. Kategorie gehörigen Organe weichen von einander, wie oben gezeigt wurde, dadurch ab, dass die Sinnesblase aus der primären Nervenanlage, dem Nervenrohr, das Sehorgan der Salpen hingegen aus dem secundären Nervenorgan, nämlich aus dem Gehirnganglion entsteht. Jenes hat einen viel bedeutenderen morphologischen Werth als dieses, indem wir in ihm die überaus primäre Form der Seh- resp. Hörorgane der Tunicaten finden; außerdem hat es noch eine hohe Bedeutung durch seine Beziehung zum epiphysalen Auge der Wirbelthiere. Auf diese Homologie habe ich schon anderswo[1] hingewiesen und will hier nicht darauf zurückkommen, sondern nur hervorheben, dass die primäre Art der Sinnesblase, welche man bei den Appendicularien antrifft, die Function eines Hörorgans erfüllt und den Namen Hörblase verdient, während die Sinnesblase der Ascidienlarven beide Arten Sinnesorgane zugleich darstellt. Ob man daraus schließen darf, dass die Sehfunction erst bei den Ascidienlarven secundär entstanden ist, oder dass die Appendicularien ihre Sehfunction mit der Zeit eingebüßt haben, kann ich nicht entscheiden, neige mich aber mehr der ersten von diesen Hypothesen zu, und zwar desswegen, weil ich in unserem Falle mir keinen Grund vorstellen kann, um das Verschwinden des Sehorgans, wenn ein solches schon dagewesen war, zu erklären. Die beiden Gruppen von Tunicaten, von denen hier die Rede ist, führen ein pelagisches Leben und bedürfen in gleichem Maße eines Sehorgans.

Die Sinnesorgane der 2. Kategorie, nämlich die Sehorgane der ausgebildeten Ascidien und das Hörorgan von *Doliolum*, sind ganz entschieden Organe secundärer Bildung, da sie weder bei den Appen-

[1] Morph. Studien etc. (s. oben pag. 549 Anm. 1) pag. 71—72.

dicularien, noch bei den Ascidienlarven vorkommen. Dem Bau und Ursprung nach sind sie nichts Anderes als modificirte epitheliale Sinneszellen. Über die Entwicklung der Augenflecken der ausgebildeten Ascidien haben wir leider keine Angaben; nach dem Bau dieser Organe aber, dessen genaue Beschreibung wir Ussow[1] verdanken, ist ihre Beziehung zu den Epithelzellen sehr klar. Jeder Augenfleck stellt nämlich eine hügelförmige Auftreibung von pigmentirten Epithelzellen dar, welche einen centralen Krystallkörper umgeben. Dieser steht nach Ussow in unmittelbarer Verbindung mit einem feinen Nerven. Über die Entwicklung der Hörgrube von *Doliolum* hat man sehr genaue Angaben von Ulianin[2], welcher gezeigt hat, dass sie aus Ektodermzellen, und zwar unter Bildung einer Einstülpung hervorgeht.

Als Ergebnis meiner theoretischen Betrachtungen über das Nervensystem der Tunicaten will ich folgende Thesen aufstellen:

1. Das aus dem primären Trichter, der Sinnesblase, dem Rumpf- und Rückenmark bestehende Nervensystem der Appendicularien und Ascidienlarven muss als eine primäre Form des Nervensystems der Tunicaten betrachtet werden, wovon die anderen Formen dieses Organsystems abgeleitet werden können.

2. Das Gehirnganglion der Tunicaten ist ein secundäres Organ des Nervensystems und kann entweder aus der Wand der Sinnesblase oder aus der hinteren Wand des primären Trichters entstehen.

3. Das Nervensystem der Pyrosomen und Salpen entbehrt der Anlagen der Sinnesblase, des Rumpf- und Rückenmarkes und ist nur dem primären Trichter der Ascidienlarven homolog.

4. Die ursprüngliche Form der Sinnesorgane der Tunicaten (Seh- und Hörorgan), die Sinnesblase der Appendicularien und Ascidienlarven, scheint in der Entwicklung anderer Tunicaten längst verschwunden zu sein. Sie bleibt nur bei den Appendicularien zeitlebens erhalten. Alle übrigen Arten der Seh- und Hörorgane sind secundär auf verschiedenem Wege entstanden.

2. Das Mesoderm.

Die Entwicklung des Mesoderms bei den Tunicaten zeichnet sich bekanntlich vor der bei den übrigen Chordaten bedeutend aus. Die

[1] M. Ussow, Beiträge zur Kenntnis der Organisation der Tunicaten. in: Schrift. Ges. Freunde Naturw. Moskau 18. Bd. 2. Liefg. 1876 pag. 44 (Russisch).

[2] Ulianin, Die Arten etc. (s. oben pag. 567 Anm. 1) pag. 54.

Haupterscheinungen derselben, welche bei den Cephalochorden und Vertebraten auf den cölomaten und metameren Charakter ihres Baues hinweisen, fehlen in der Ontogenese der Tunicaten gänzlich. Man betrachtet desswegen die Tunicaten als stark reducirte Chordaten, wobei man voraussetzt, dass bei ihren Vorfahren die Cölomdivertikel und die Myomeren gerade in derselben Weise wie bei den übrigen Chordaten entwickelt waren. Offenbar haben VAN BENEDEN & JULIN[1] bei der Entwicklung von *Clavelina* die Cölomdivertikel entdeckt und die nähere Verwandtschaft der Urochorden mit den übrigen Classen der Chordaten festzustellen geglaubt, doch sind diese Befunde von DAVIDOFF[2] nicht bestätigt worden. Man muss daher nach dem gegenwärtigen Stand dieser Frage das Cölom und die Metamerie des Körpers bei den Tunicaten in Abrede stellen. Es tritt dann die Frage hervor: hat die Abwesenheit dieser wichtigsten Vorgänge in der Bildung des Mesoderms den Werth einer primären Erscheinung oder muss sie als Resultat secundärer Umbildungen aufgefasst werden? Die meisten Embryologen schließen sich letzterer Ansicht an, ohne aber ernsthafte Gründe dafür zu haben. In der Ontogenese der Tunicaten trifft man keinen Hinweis auf die ursprüngliche Metamerie des Körpers oder auf die ursprüngliche Existenz des Cöloms an. Die Voraussetzung derselben bei den Vorfahren der Tunicaten stützt sich offenbar auf die Übereinstimmung des allgemeinen Entwicklungsplanes der Tunicaten mit dem der anderen Chordaten, welche auf den gemeinsamen Ursprung aller Chordaten schließen lässt. Die beiden hervorgehobenen Erscheinungen in der Entwicklung des Mesoderms stellen aber für die Beurtheilung der Verwandtschaft der Chordatenclassen unter einander so wichtige Stützpunkte dar, dass sie allein den Grund für diese oder jene Ansicht über die phylogenetischen Verhältnisse der Chordatenclassen begründen können. Wenn sie in Bezug auf die Verwandtschaft der letzteren sich negativ verhalten, so können wir sie doch nicht ganz vernachlässigen, müssen die Abweichungen in der Entwicklung vielmehr auf Grund des thatsächlichen Bestandes unseres Wissens zu erklären versuchen. Diesen Versuch will ich in dem letzten Capitel des allgemeinen Theiles machen; hier möchte ich nur bemerken, dass auf Grund der thatsächlichen Befunde der Entwicklung des Mesoderms man schließen muss, dass 1) das Mesoderm der Tunicaten sich aus 2 Zellplatten

[1] Recherches etc. (s. oben pag. 496 Anm. 1) pag. 268, 271—272, 383—385.
[2] Untersuchungen etc. (s. oben pag. 509 Anm. 1) pag. 601—611.

bildet, die aus dem Entoderm früher oder später entstehen; 2) die Mesodermplatten sich in 2 Abschnitte trennen: einen prächordalen (Rumpf-) und einen chordalen (Schwanzplatten), die in den entsprechenden Körperregionen ihre weitere Ausbildung erreichen; 3) die prächordalen Mesodermplatten in Mesenchymzellen zerfallen, ohne vorher die Cölomhöhle zu bilden, die Schwanzplatten aber sich ausschließlich in die Schwanzmuskeln verwandeln.

Eine merkwürdige Umbildung des Mesoderms bieten die Appendicularien dar. Fol[1] sagt, dass die Schwanzmuskeln die einzigen Muskeln sind, welche im Leibe der Appendicularien vorkommen. Nach den übereinstimmenden Angaben von R. Leuckart[2], Gegenbaur[3] und Fol (pag. 13) soll die Blutflüssigkeit der Appendicularien der geformten Bestandtheile vollkommen entbehren. Gegenbaur und Fol bemerken, dass dadurch die Beobachtung der Blutcirculation bedeutend erschwert werde. Indem ich diese Angaben an den von mir untersuchten *Oikopleura* vollkommen bestätige, will ich hervorheben, dass bei diesen Appendicularien überhaupt keine Mesodermzelle in der Rumpfhöhle vorhanden ist. Es scheint aber, dass doch einige andere Appendicularien, z. B. *Megaloecrcus abyssorum* nach Chun[4], eine ziemlich reiche Musculatur im Rumpfe besitzen. Die vollständige Abwesenheit von Mesodermzellen in der Leibeshöhle eines so hoch organisirten Wesens, wie eine Appendicularie es ist, stellt jedenfalls eine merkwürdige Erscheinung dar. Sie überrascht um so mehr, als man weiß, dass 1) alle übrigen Tunicaten eine ungeheure Menge Mesenchymzellen in ihrer Leibeshöhle enthalten und außerdem ein mehr oder weniger hoch differenzirtes Muskelsystem besitzen; 2) dass bei ihnen die Mesenchymzellen eine bedeutende Thätigkeit, nämlich bei der Bildung des Cellulosemantels, entwickeln und als Blutkörperchen functioniren. Durch den Mangel der Rumpfmesodermzellen bei den Appendicularien lässt sich die Eigenthümlichkeit in der Bildung ihrer Cellulosezellen, nämlich ihre Abstammung von dem ektodermalen Hautepithel, erklären[5].

---

[1] Etudes etc. (s. oben pag. 553 Anm. 2) pag. 14.

[2] R. Leuckart, Zoologische Untersuchungen. 2. Heft 1854 pag. 87.

[3] C. Gegenbaur, Bemerkungen über die Organisation der Appendicularien. in: Zeit. Wiss. Z. 6. Bd. 1855 pag. 406 ff. (pag. 419—420).

[4] C. Chun, Die pelagische Thierwelt in größeren Meerestiefen etc. in: Biblioth. Z. Chun & Leuckart 1. Heft 1888.

[5] O. Seeliger, Einige Beobachtungen über die Bildung des äußeren Mantels der Tunicaten. in: Zeit. Wiss. Z. 56. Bd. 1893 pag. 488 ff. (pag. 501—503).

Die Appendicularien sind die einzigen Tunicaten, von deren Entwicklung wir leider bis jetzt keine Kenntnisse besitzen. Bei diesem Mangel kann die eben hervorgehobene Eigenthümlichkeit ihres Baues nur aprioristisch behandelt werden. Es ist kaum zu vermuthen, dass bei ihnen ein Rumpfmesoderm gar nicht angelegt werde. Vielmehr müssen wir annehmen, dass es in den Schwanztheil des Mesoderms übergehe und ganz und gar zur Entwicklung der Muskelzellen des ungeheuren Schwanzes verbraucht werde. Es ist möglich, dass die gemeinschaftliche Anlage des Rumpf- und Schwanzmesoderms sich gar nicht differenzirt und nur in dem Schwanze des Embryos bleibt. Natürlich bedürfen diese Vermuthungen einer Bestätigung durch positive Beobachtungen.

3. Die Peribranchialsäcke und die Cloake.

Wir kommen nun zu den Organen, welche gerade in der letzten Zeit am meisten discutirt werden. Die Verschiedenheit der Ansichten in Bezug auf die Morphologie des ganzen Peribranchialapparates der Tunicaten hängt mehr von seiner mannigfaltigen Entwicklung als vom Mangel an genauen Untersuchungen ab. Leider trifft man auch in Bezug auf diese Organe manchmal voreilige Schlüsse, welche auf die Beobachtung der Entwicklung irgend einer einzigen Species gegründet sind, ohne auf die Modificationen des gemeinschaftlichen Entwicklungsplanes Rücksicht zu nehmen. Die vergleichende Methode leistet auch hier, wie überall, wesentliche Dienste, indem sie uns einen allgemeinen Entwicklungsplan dieser Organe finden hilft und die Zurückführung auf eine gemeinschaftliche Urform ermöglicht.

Seit den Untersuchungen von Kowalewsky[1] ist bekannt geworden, dass die Peribranchialsäcke der Ascidien als Ektodermeinstülpungen angelegt erscheinen. Schon ein Jahr darauf hat aber Kowalewsky die Entwicklung derselben Organe bei den Knospen von *Perophora*[2] untersucht und dort eine ganz verschiedene Bildungsart gefunden. Es hat sich bekanntlich gezeigt, dass sie bei den Ascidienknospen nicht aus dem Ektoderm, sondern aus dem Entoderm entstehen und als Ausstülpungen angelegt werden. Durch diese Befunde sind also zwei von einander beträchtlich abweichende Bil-

[1] Weitere Studien etc. (s. oben pag. 495 Anm. 1).

[2] A. Kowalewsky, Sur le bourgeonnement du *Perophora Listeri*; traduit par A. Giard. in: Revue Sc. Nat. 1874 pag. 6 u. 7.

dungsarten der Peribranchialsäcke bekannt geworden, die mit einander nicht in Zusammenhang gebracht werden können. Dies ist um so erstaunlicher, als sie bei einer und derselben Thierart, nur in verschiedenen Generationen derselben, zusammen auftreten.

Die Untersuchungen der letzten Jahre haben nun die Angaben von Kowalewsky im Großen und Ganzen bestätigt; die Sache bleibt aber bis jetzt ebenfalls unaufgeklärt, wie sie vor zwanzig Jahren bestand. Van Beneden & Julin[1] haben versucht, den Unterschied zwischen der Entwicklung der Peribranchialsäcke der Embryonen und der Knospen der Ascidien durch den Nachweis der Betheiligung des Entoderms an der Bildung der peribranchialen Höhlen der Ascidienembryonen auszugleichen; die Peribranchialsäcke der letzteren sollen theils aus dem Ektoderm, theils aus dem Entoderm entstehen. Diese Angaben sind aber von Seeliger[2] und Willey[3] nicht bestätigt worden. Ich kann auch aus meinen eigenen Beobachtungen über die Synascidien keine einzige Thatsache zu Gunsten der Ansicht von B. & J. beibringen: die Peribranchialsäcke von *Didemnum* und *Diplosoma* sind ausschließlich ektodermal.

Die Bildung der Cloacalhöhle und der Cloacalöffnung bei den verschiedenen, selbst bei einander nahe stehenden Tunicaten bietet ebenfalls mehrfache Abweichungen dar, die einer Zusammenstellung und Erklärung bedürfen.

Wir sehen daraus, dass selbst in dem engen Kreise der Ascidien bedeutende Unterschiede in der Entwicklung des Peribranchialapparates obwalten. Die Homologie der Theile dieses Apparates ruht bis jetzt noch auf schwankenden Füßen, und unsere nächste Aufgabe wird es sein, die bekannten Thatsachen zusammenzustellen und die verschiedenen Bildungsarten des Peribranchialapparates, so gut es geht, zu erklären. Fangen wir mit den Appendicularien an!

Der Peribranchialapparat der Appendicularien zeigt bekanntlich in seinem Bau wesentliche Unterschiede von dem der Ascidien. Die Appendicularien haben keine Kieme im Sinne der Ascidien und besitzen dafür 2 Öffnungen an der Bauchseite des Körpers, die in den Pharynx führen und als Kiemenspalten bezeichnet werden. Fol[4] beschreibt sie mit folgenden Worten: »Les fentes branchiales, au nombre de deux, sont des canaux à peu près cylindriques, qui

[1] Recherches etc. (s. oben pag. 496 Anm. 1).
[2] Entwicklungsgeschichte etc. (s. oben pag. 508 Anm. 1).
[3] Studies etc. (s. oben pag. 526 Anm. 1).
[4] Etudes etc. (s. oben pag. 553 Anm. 2) pag. 5.

font communiquer le pharynx avec l'extérieur. Le milieu du canal présente un étranglement, un anneau composé de cellules fortement réfringentes, et qui portent de longs cils vibratiles. Ces fentes se forment chez la larve par deux invaginations, croissant de l'extérieur à la rencontre du pharynx. Le pharynx produit lui-même deux culs-de-sac; les invaginations se rencontrent chacune avec un des culs-

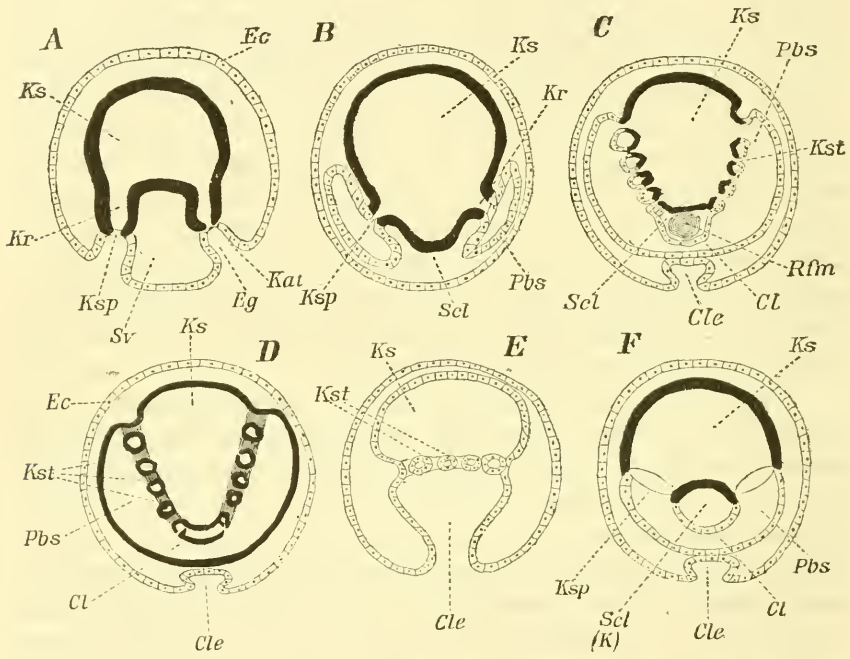


Fig. 3. Schematische Querschnitte, welche die Bildung des Kiemen-Peribranchialapparates der Tunicaten erläutern. Schwarz das Entoderm, hell das Ektoderm. A Appendicularie; B Ascidienembryo im Stadium der Bildung der primären Kiemenspalten; C Ascidienlarve; D Ascidienknospe; E *Doliolum*; F Salpe. — *Ks* Kiemen- resp. Pharyngealsack; *Kr* Kiemenrohr; *Ksp* primäre Kiemenspalte; *Kat* Kiemenatrium; *Kst* Kiemenstigma; *Sv* Sinus ventralis; *Eg* Egestionsöffnung der Appendicularien; *Scl* subcloacaler Blutsinus; *Cl* Cloacalhöhle; *Cle* cloacale Einstülpung; *Pbs* Peribranchialsack; *Scl* (*K*) Kieme der Salpe; *Rfm* Rumpfmark.

de-sac, se soudent, la soudure se perce dans son centre, et l'anneau vibratile marque le point où le percement a eu lieu.« Diese Angaben kann ich durch meine eigenen Beobachtungen vollkommen bestätigen und verweise nur auf Taf. 24 Fig. 135 und auf die Textfigur Fig. 3 A, welche einen Schnitt durch *Oikopleura* in der Ebene der beiden Kiemen darstellen. Jede Kieme, die durch eine Egestionsöffnung

(Fig. 135, Textfigur 3 A, *Eg*) nach außen mündet, führt in ein Rohr, worin man 2 durch einen Wimperring getrennte Theile unterscheiden kann. Der äußere Theil, welchen ich als Kiemenatrium bezeichnen will (*Kat*), ist ein etwas gekrümmtes, von platten Epithelzellen begrenztes Rohr, das dicht beim Rectum nach außen mündet. Der innere Theil der Kieme, den ich Kiemenrohr (*Kr*) nenne, ist auch von flachen Zellen begrenzt und geht nach oben in den Kiemensack über. Die Wand des Kiemensackes ist zwischen den beiden Kiemenrohren eingestülpt, so dass die Grenze der letzteren auf den Querschnitten sehr deutlich wird. Die Öffnung zwischen den beiden beschriebenen Theilen in jeder Kieme, welche durch einen Wimperring begrenzt ist und offenbar der Stelle entspricht, wo die beiden Theile zusammengelöthet worden sind, ist die eigentliche Kiemenspalte (*Ksp*), die, wie wir sehen werden, den Kiemenspalten der anderen Tunicaten homolog ist.

Obwohl die beiden Kiemen der Appendicularien ventral, also entgegengesetzt den Peribranchialsäcken der Ascidien liegen, so hält man sie doch mit vollem Rechte den letzteren für homolog. Der einzige Unterschied zwischen beiden Organen ist in der That ihre verschiedene Lage; sonst entsprechen sie einander im Bau und wahrscheinlich auch in der Entwicklung vollkommen. Ihre Homologie wird noch dadurch verstärkt, dass das Rectum dieselbe Stellung zu ihnen einnimmt wie das der Ascidienlarven zu den Peribranchialblasen. Wenn man sich denkt, dass alle diese Organe etwas dorsalwärts rücken, so bekommt man die Verhältnisse, welche mit denen des Peribranchialapparates und des Rectums der Ascidienlarven vollkommen identisch sind. Über die Entwicklung des Kiemenapparates der Appendicularien hat man bis jetzt keine Beobachtungen. Die Angaben von Fol beruhen wahrscheinlich nicht auf ontogenetischen Untersuchungen, da er sie nicht genau anführt, nichtsdestoweniger kommen sie der Wahrheit nahe, da sie mit dem, was wir über die Entwicklung dieses Apparates bei den anderen Tunicaten wissen, übereinstimmen.

Der Peribranchialapparat der Ascidienembryonen tritt als 2 dorsale Ektodermeinstülpungen auf, die man Peribranchialeinstülpungen zu nennen pflegt. Die Vorgänge, die sich in diesen Einstülpungen abspielen, sind von zweierlei Art. Einerseits wachsen sie zu beiden Seiten des Pharyngealsackes aus, legen sich der Wand des letzteren an und brechen in die Pharyngealhöhle oder in deren Ausstülpungen mittels der sogenannten Kiemenöffnungen durch.

Andererseits verschmelzen sie auf der Rückenseite des Embryos zur Cloacalhöhle, welche später durch die Cloacalöffnung nach außen durchbricht. Die Angaben der verschiedenen Beobachter über diese beiden Vorgänge stimmen aber nicht überein.

Zunächst über die Cloacalöffnung! Sie soll nach van Beneden & Julin[1] bei *Phallusia scabroides* anders als nach Seeliger und Willey bei *Clavelina lepadiformis* entstehen. Nach B. & J. ist sie eine Neubildung, welche mit den früher erscheinenden Peribranchialeinstülpungen nichts zu thun hat und am Orte ihres Verschlusses entsteht[2]. B. & J. behaupten selbst, dass sie nichts Anderes als eine Depression der Körperwände sei, worin die Peribranchialsäcke münden. Dieser Ansicht stehen die Angaben von Seeliger[3] und Willey[4] gegenüber, welche behaupten, dass sie aus der Vereinigung der beiden Egestionsöffnungen entstehe. Seeliger sagt: »Von dem medialen Rande der beiden Einstülpungsstellen nimmt jederseits selbständig eine Rinne ihren Ursprung, verlängert sich dorsal zu, bis in der Medianebene oder nahe dieser die Vereinigung erfolgt (pag. 372).... Nach der Festsetzung der Larve verkürzt sich gewöhnlich sehr rasch die schlitzförmige Egestionsöffnung, wo sie in dieser Gestalt überhaupt noch bestanden hat, und erscheint als eine sehr feine kreisförmige Perforation mit einem nach außen zu vorspringenden Rande.« Theoretisch ist das Vorkommen dieser beiden Bildungsarten in einer und derselben Gruppe zulässig. Es ist nämlich möglich, dass die Cloacaleinstülpung bei *Clavelina* früher angelegt wird, als die beiden peribranchialen Einstülpungen sich schließen. Dann verschmilzt sie mit den Egestionsöffnungen der peribranchialen Einstülpungen, und es scheint so, als ob die Cloacalöffnung durch die Verschmelzung der beiden Egestionsöffnungen entstanden wäre. Die von Seeliger beschriebene, sich selbständig bildende Rinne kann nichts Anderes als die rudimentäre Cloacaleinstülpung sein, welche in Folge des verhältnismäßig späten Verschlusses der Egestionsöffnungen mit diesen zusammenfließt. Bei *Phallusia*, wo die peribranchialen Einstülpungen sich früher schließen, tritt die Cloacalöffnung als eine

---

[1] E. van Beneden & Ch. Julin, Recherches sur le développement post-embryonnaire d'une Phallusie (*Phallusia scabroides* nov. sp.). in: Arch. Biol. Tome 5 1885 pag. 611 ff.

[2] Recherches etc. (s. oben pag. 496 Anm. 1) pag. 425.

[3] O. Seeliger, Über die Entstehung des Peribranchialraumes in den Embryonen der Ascidien. in: Zeit. Wiss. Z. 56. Bd. pag. 365 ff. (pag. 372—373).

[4] Studies etc. (s. oben pag. 526 Anm. 1) pag. 338—343.

selbständige Einstülpung auf. Sie wird bei allen Tunicaten selbständig angelegt und trägt nur zur Bildung eines mehr oder minder kleinen Theiles der Cloacalhöhle bei, deren Haupttheil ja aus der peribranchialen Einstülpung hervorgeht. Ich kann demnach die Angaben von B. & J. über die vom Peribranchialsacke unabhängige Entstehung der ganzen Cloacalhöhle nicht bestätigen.

Aus meinen eigenen Erfahrungen kann ich den Schluss ziehen, dass 1) die Cloacalhöhle der Ascidien aus 2 Anlagen, nämlich a) aus den dorsalen Abschnitten der verschmolzenen Peribranchialsäcke und b) aus einer Cloacaleinstülpung entsteht, und 2) dass die Cloacaleinstülpung sich verschieden stark (bei *Didemnum* viel mehr als bei *Diplosoma*) entwickelt und einen verschieden großen Theil der Cloacalhöhle ausmacht. Gehen wir nun zu den oberen oder ventralen Theilen der Peribranchialsäcke über, die sich an der Bildung der Kiemenspalten und Kiemenstigmen betheiligen!

Aus der obigen Beschreibung von Fol geht hervor, dass die beiden Kiemenöffnungen der Appendicularien durch die Verlöthung der Pharyngealsäcke mit den Branchialsäcken und durch die offene Verbindung derselben zu Stande kommen. Die Kiemenspalten der Ascidien treten eigentlich in ähnlicher Weise auf. Bei den von mir untersuchten Ascidien (*Didemnum*, *Diplosoma*, *Pyrosoma*) werden sie als kleine Ausstülpungen der Pharyngealhöhle angelegt, welche sich mit der Wand des anliegenden Peribranchialsackes verlöthen und in die Peribranchialhöhle durchbrechen. Die scheinbar abweichende Entwicklung der Kiemenspalten bei *Ciona intestinalis*[1] kann eigentlich auf denselben Typus zurückgeführt werden. Der Unterschied in der Bildung der Kiemenspalten der Ascidien von der der Appendicularien liegt mehr in der Zahl derselben, als in dem Wesen ihrer Bildungsart. Bei den Ascidien giebt es Hunderte von Kiemenspalten, während bei den Appendicularien nur 2 vorhanden sind. Es ist sehr wichtig zu entscheiden, ob bei den Ascidien vor der Bildung ihrer vielen Kiemenspalten auch zuerst 2 auftreten, welche den beiden der Appendicularien homolog sind. Diese Frage wurde positiv von van Beneden & Julin[2] entschieden. Ich erlaube mir, diese wichtige Angabe hier wörtlich anzuführen: »L'étude du développement des Ascidies permet de comprendre les liens qui rattachent l'appareil branchial de ces Tuniciers aux dispositions anatomiques réalisées

[1] Studies etc. (s. oben pag. 526 Anm. 1) pag. 325.

[2] Recherches etc. (s. oben pag. 496 Anm. 1) pag. 402.

chez les Appendiculaires. Indépendamment des invaginations épiblastiques connues depuis les travaux de METSCHNIKOW et de KOWALEWSKY et désignées à tort sous le nom de vésicules cloacales, il se forme, chez la Claveline, comme chez les Appendiculaires, des culs de sac hypoblastiques qui procèdent de la voûte du sac branchial, se soudent aux invaginations épiblastiques et se mettent en communication avec elles, après la résorption de la cloison de séparation entre les culs de sac accolés, puis soudés entre eux . . . . . Les culs de sac épiblastiques et les diverticules hypoblastiques interviennent concurremment dans la formation des canaux branchiaux de la larve urodèle.« Der spätere Beobachter auf demselben Gebiete, WILLEY[1], stellt die Existenz dieser primären Branchialcanäle in Abrede. Dagegen habe ich sie bei *Didemnum* mit voller Sicherheit nachgewiesen und stimme den Deductionen der belgischen Forscher, so weit sie die Homologie dieses primären Kiemenapparates von *Didemnum* mit dem der Appendicularien betreffen, vollkommen bei. Die ersten Kiemenspalten von *Did.* sind dem Kiemenapparat der Appendicularien homolog. Ich nenne sie desswegen primäre Kiemenspalten. Die darauf weiter folgenden Kiemenstigmen sind als secundär im Vergleich mit den Kiemenspalten der Appendicularien bezeichnet worden. Das negative Resultat, zu dem WILLEY kommt, beruht vielmehr auf einer abweichenden Interpretation der gleichen Thatsachen, als auf einer Verschiedenheit der Beobachtungen.

Das Verhältnis des eben betrachteten primären Stigmenpaares der Ascidienembryonen zum Kiemenapparat der Appendicularien wird in der Textfigur 3 (oben pag. 576) verdeutlicht, wo A den Kiemenapparat der Appendicularien, B den des Embryos von *Didemnum* in dem Stadium schematisch darstellt, wo er erst 1 Paar Kiemenspalten besitzt.

Während ich die Ansichten von B. & J. in Bezug auf die Bedeutung des 1. Stigmenpaares vollkommen theile, kann ich ihre Angaben über die Betheiligung der entodermalen Blindschläuche an der Bildung der Peribranchialsäcke nicht bestätigen. Sie meinen nämlich, dass mit der Bildung der Peribranchialhöhlen sowohl die Aussackungen des Kiemensackes resp. der Pharyngealhöhle als auch die peribranchialen Einstülpungen zu thun haben. Ich weiß vollkommen sicher, dass wenigstens bei allen von mir untersuchten Ascidien (Didemniden, Diplosomiden und Pyrosomen) die Peribranchial-

[1] Studies etc. (s. oben pag. 526 Anm. 1) pag. 340.

säcke ausschließlich auf Kosten der ektodermalen (peribranchialen) Einstülpungen entstehen.

Wenn wir uns jetzt mit den aus den Ascidienembryonen gewonnenen Resultaten zur Entwicklung des Peribranchialapparates bei den Ascidienknospen wenden, so treffen wir dort bedeutende, noch dazu schwer zu erklärende Abweichungen von diesem primären Typus an. Es ist jetzt festgestellt, dass bei den Ascidienknospen die Peribranchialsäcke aus dem Entoderm als Divertikel der Pharyngealhöhle entstehen. Die ektodermalen Einstülpungen, die für die embryonale Entwicklung so charakteristisch erscheinen, fehlen bei der Knospung vollständig. Es ist daraus ersichtlich, dass von einer vollständigen Homologie zwischen dem Peribranchialapparat eines durch Knospung und eines durch geschlechtliche Fortpflanzung entstandenen Individuums — wenn die Homologie sich auf die Entwicklungsgeschichte stützen muss — keine Rede sein kann. Die Peribranchialsäcke der Ascidienknospen sind denen der Ascidienembryonen analog und nicht homolog, obwohl sie in ihrem Bau damit identisch sind. Unsere Bestrebungen, zwischen diesen Organen eine Homologie aufzustellen, müssen als hoffnungslos betrachtet werden, und unsere nächste Aufgabe besteht vielmehr in der Bestimmung des richtigen Werthes des peribranchialen Apparates der Ascidienknospen, die auf Grund der Vergleichung der ontogenetischen Vorgänge erzielt werden kann.

Ich habe schon oben hervorgehoben, dass der Kiemenapparat resp. die Kiemenstigmen der Ascidien aus 2 Theilen: aus den Ausstülpungen der Pharyngealhöhle — den Kiemenrohren — und aus den Peribranchialsäcken entsteht. Wenn einer von diesen Theilen fehlt, so kann der andere sich wohl entwickeln und selbst den fehlenden Theil ersetzen. Die peribranchialen Einstülpungen fehlen bei den Knospen gänzlich, jedoch sind die Peribranchialsäcke vorhanden; sie nehmen selbst im Leibe der Knospe dieselbe Stellung wie die echten, aus den ektodermalen Einstülpungen entstandenen Peribranchialsäcke ein. Für die Bestimmung der Homologie dieser Organe ist es besonders wichtig, die Reihenfolge ihrer Stadien bei den Knospen mit der bei den Embryonen zu vergleichen. Bei letzteren kann man folgende wichtigsten Stufen unterscheiden: 1) Bildung und Verschluss der peribranchialen Einstülpungen; 2) Bildung der Kiemenrohre, ihre Verwachsung mit den Peribranchialsäcken und Durchbruch in diese hinein durch die primären Kiemenspalten; 3) Verwachsung der

Peribranchialsäcke auf der dorsalen Seite des Embryos und Entstehung der Cloacalhöhle; 4) Bildung der Cloacaleinstülpung, ihr Verwachsen mit der Cloacalhöhle und Durchbruch ins Innere derselben, wodurch die Cloacalöffnung entsteht. Die 1. Stufe fehlt bei den Knospen gänzlich. Wir sehen aber, dass die Pharyngealhöhle der Knospen ziemlich früh 2 symmetrische Ausstülpungen bildet, die gerade in derselben Weise, wie die primären Kiemenrohre in der Ontogenese der Ascidien entstehen. Dieser Process entspricht vollkommen der 2. Stufe der embryonalen Bildung des Kiemenperibranchialapparates, führt aber nicht zur Bildung der Kiemenrohre, wie bei den Ascidienembryonen, sondern zur Bildung von 2 weiten Säcken, die die Function der Peribranchialsäcke auf sich nehmen und sich demnach in entsprechender Weise weiter entwickeln. Sie wachsen nämlich dorsalwärts, verschmelzen daselbst und bilden eine Höhle, welche der Cloacalhöhle vollkommen entspricht und durch die aus der Cloacaleinstülpung entstehende Cloacalöffnung nach außen mündet. Die Entwicklung der Peribranchialsäcke der Knospe stimmt mit der der primären Kiemenrohre der Embryonen so überein, dass ich eben in dieser Übereinstimmung den festen Grund dafür ersehe, diese Organe als Homologa zu erklären. Die Peribranchialsäcke der Ascidienknospen sind die vom Kiemensack abgetrennten Kiemenrohre. Ihre Entwicklung zeigt uns ein Beispiel von der in der Organogenese der Thiere vorkommenden Ersetzung oder Substitution eines Theiles des Organs durch einen anderen: die Kiemenrohre übernehmen die Rolle der Peribranchialsäcke in Folge der mangelhaften Entwicklung derselben und bieten in ihrer weiteren Entwicklung eine vollständige Übereinstimmung mit der Entwicklung der letzteren dar. Die eingehende Vergleichung der Entwicklung des Kiemenperibranchialapparates im Tunicatenstamme weist darauf hin, dass die Substitutionserscheinungen bei einigen Tunicaten einen noch viel höheren Grad erreichen können, dass die complicirten Anlagen dieses Apparates durch eine einzige Anlage substituirt werden können. Eine solche eigenthümliche Entwicklung des Kiemenperibranchialapparates zeigt *Doliolum*.

Trotz vieler Ähnlichkeit, welche *Doliolum* und die Ascidien in ihrem Larvenzustande besitzen, ist sein Peribranchialapparat (Cloake) von dem der Ascidien verschieden. Es ist bekannt, dass die geräumige innere Höhle von *Doliolum* von einer schrägen Kiemenlamelle durchschnitten wird, die sie in eine pharyngeale und eine cloacale Höhle theilt. Die lamellenförmige Kieme besteht aus zusammenge-

lötheten Epithelschichten, von denen die vordere der pharyngealen, die hintere der cloacalen Höhle angehört.

Über die Bildung der Cloacalhöhle von *Doliolum* haben wir zwei verschiedene Angaben. Nach der kurzen Bemerkung von Fol[1] soll sie der bei den Ascidien ähnlich verlaufen. Fol erwähnt nämlich 2 dorsolaterale Ektodermeinstülpungen und 2 Pharyngealsäcke, die einander entgegenwachsen, verschmelzen und in dieser Weise die Kieme bilden. Nach den viel genaueren Angaben von Ulianin[2], die ich durch meine eigenen Beobachtungen bestätigen kann, bildet sich die Cloacalhöhle als einfache Ektodermeinstülpung, die von hinten nach vorn wächst, bis sie der Wand des Pharynx begegnet und sich damit verbindet. Durch die Verschmelzung der Wände beider Organe entsteht die Kiemenlamelle, worin dann die Kiemenstigmen durchbrechen. Es bilden sich dabei keine Ausstülpungen der Pharyngealhöhle, die als Homologa der Kiemenrohre angesehen werden könnten.

Diese Angaben von Ulianin gestatten mir folgende Schlüsse über die Morphologie der Cloacalhöhle. *Doliolum* entbehrt sowohl der Peribranchialsäcke, als der Kiemenrohre, welche bei ihm nicht einmal angelegt werden. Von allen Theilen des Peribranchialapparates der Ascidien bleibt bei ihm nur die Cloacalhöhle bestehen. Oben pag. 579 wurde mitgetheilt, dass sie sich bei den Ascidien aus dem medianen Theil der verschmolzenen Peribranchialsäcke und der ektodermalen Cloacaleinstülpung bildet. Da die Peribranchialsäcke hier gar nicht angelegt werden, so kann auch vom medialen Theil der Cloake keine Rede sein; die Einstülpung, aus welcher die Cloacalhöhle von *Doliolum* sich bildet, stimmt ihrer Lage und Entstehung nach mit der Cloacaleinstülpung der Ascidienlarven überein. Demnach ist die Cloacalhöhle von *Dol.* nichts Anderes als eine enorme Cloacaleinstülpung, die in Folge der Abwesenheit der Peribranchialsäcke sich an der Bildung der Kieme betheiligt.

Die Salpen zeichnen sich durch ihre eigenthümliche Kieme aus. Diese ist ein hohles Band, welches von vorn schräg nach hinten durch die große innere Höhle verläuft. Anstatt des pharyngealen und des cloacalen Raumes, welche bei den übrigen Tunicaten vorhanden sind, besitzen die Salpen nur einen einzigen Raum, welcher durch eine Ingestions- und eine Cloacalöffnung nach außen mündet. Anatomisch ist dieser Raum ungetheilt, und ich habe ihn auf Grund meiner

[1] Etudes etc. (s. oben pag. 553 Anm. 2) pag. 6 Anm.
[2] Die Arten etc. (s. oben pag. 567 Anm. 1) pag. 58.

embryologischen Untersuchungen[1] als Pharyngealhöhle betrachtet. Die neuen Untersuchungen von Todaro[2], Brooks[3] und K. Heider[4] haben aber gezeigt, dass bei den Embryonen sich 2 Höhlen bilden, von denen die eine aus einer ektodermalen Einstülpung entsteht und demnach der der Peribranchialhöhle homolog ist, während die andere durch das Hohlwerden des Entoderms zu Stande kommt. Es wurde dadurch die Verwandtschaft des Peribranchialapparates der Salpen mit dem der anderen Tunicaten bewiesen. Todaro, der den Kiemenapparat der Salpen zuerst genauer untersucht hat, betrachtet als Homologa der Kiemenspalten die 2 weiten Öffnungen, die zur Seite der sogenannten Kieme liegen. Diese Ansicht wurde von den anderen Forschern als richtig angenommen und von Brooks durch genaue embryologische Untersuchungen begründet.

Todaro findet in dem Peribranchialapparate der Salpen die meiste Ähnlichkeit mit dem der Appendicularien. Was die Morphologie des Apparates betrifft, so stimme ich dieser Ansicht vollkommen bei. Die Kiemenspalten der Salpen bieten offenbar eine unzweifelhafte Homologie mit denen der Appendicularien dar. Phylogenetisch kann man aber den Peribranchialapparat der Salpen nicht direct von dem Kiemenapparat der Appendicularien ableiten. Es ist unzweifelhaft, dass jener viele Verwandlungen durchgemacht hat, bevor er den gegenwärtigen Zustand erreichte. Dafür spricht die ganze Organisation der Salpen, welche von der der Appendicularien verschieden ist, und noch mehr die Anwesenheit der Cloake, der Cloacaleinstülpung und der Kieme, welche auf die Abstammung der Salpen von solchen Tunicaten hinweist, welche diese Organe bereits besaßen, z. B. von den Ascidien. Obwohl ich somit die Homologie der Kiemenspalten der Salpen mit denen der Appendicularien anerkenne, so finde ich doch, dass sie nicht direct von den letzteren, sondern von den ihnen homologen primären Kiemenspalten der Ascidien entstanden sind.

Aus diesen Speculationen über die Entwicklung des Peribranchialkiemenapparates der Tunicaten geht hervor, dass er aus folgenden Anlagen entsteht: 1) aus den Peribranchialeinstülpungen, 2) aus den

---

[1] W. Salensky, Neue Untersuchungen über die embryonale Entwicklung der Salpen. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 4. Bd. 1883 pag. 90 ff. und 327 ff.

[2] F. Todaro, Sull' omologia della branchia delle Salpe con quella degli altri Tunicati. in: Atti Accad. Lincei Rend. (4) Vol. 4. Sem. 2. 1889 pag. 437 ff.

[3] W. K. Brooks, The genus *Salpa*. in: Mem. Biol. Lab. J. Hopkins Univ. Vol. 2 1893 pag. 29—35, 292—299.

[4] K. Heider, Mittheilungen über die Embryonalentwicklung der Salpen. in: Verh. D. Z. Ges. 3. Vers. 1894 pag. 38 ff.

Kiemenrohren und 3) aus der Cloacaleinstülpung. Alle genannten Anlagen kommen bei den Tunicaten in verschiedener Entwicklung vor. Die enorme Ausbildung eines Theiles oder die Abwesenheit der anderen führt zu den mannigfaltigen Entwicklungs- und Bauverhältnissen dieses Apparates, welche tabellarisch folgendermaßen dargestellt werden können.

	Appendicularien	Ascidienembryonen	Ascidienknospen	*Doliolum*	Salpen
Die peribranchial. Einstülpungen	persistiren als Kiemenatrien	verwandeln sich in die Cloacalhöhle und in die Peribranchialsäcke	fehlen	fehlen	verwandeln sich in die Cloacalhöhle und in die peribranchialen Säcke
Die pharyngealen Säcke	persistiren als Kiemenrohre	bilden mit den peribranchial. Säcken 2 primäre Kiemenspalten	verwandeln sich in die peribranchialen Säcke und die Cloacalhöhle	fehlen	bilden mit den Peribranchialsäcken die beiden Kiemenspalten
Die Cloacaleinstülpung	fehlt	verwandelt sich in die Cloacalöffnung und den äußern Theil der Cloacalhöhle	verwandelt sich in die Cloacalöffnung und den äußern Theil der Cloacalhöhle	bildet die ganze Cloacalhöhle und die Cloacalöffnung	verwandelt sich in die Cloacalöffnung und den äußern Theil der Cloacalhöhle

Entodermale Organe. Die Differenzirung des Entoderms geht in den beiden Repräsentanten der Didemniden und Diplosomiden ziemlich gleich vor sich. Der Haupttheil des Entoderms wird zur Bildung des Kiemendarmapparates verbraucht; der hintere Theil des Entoderms verwandelt sich oben in die Chorda, unten in den caudalen Entodermstrang, welche beide den Schwanztheil des Entoderms bilden und eine provisorische Rolle spielen. Im Wesentlichen wiederholt sich in der Entwicklung der Ascidien ein gemeinschaftlicher Typus, nur tritt er bei den Didemniden und Diplosomiden in einer von den einfachen Ascidien abweichenden Form auf.

Wenden wir uns zunächst zur Vergleichung des Kiemendarmapparates der Tunicatenclassen!

4. Der Kiemendarmapparat

besteht 1) aus einem Kiemen- resp. Pharyngealsack, welcher mit dem Peribranchialapparat zusammen eine Kieme bildet; 2) aus dem Darmcanal, welcher bei allen Tunicaten in Zusammenhang mit dem

Kiemensack steht und gemeinschaftlich angelegt wird. Bei den Didemniden und Diplosomiden zeichnet sich diese Anlage vor der der anderen Ascidien bedeutend aus; davon wird später die Rede sein. Hier wollen wir zunächst die verschiedenen Formen der Tunicatenkiemen mit einander vergleichen.

Kieme. Bei der Betrachtung der Peribranchialsäcke habe ich beiläufig auch die Kieme besprochen. Die beiden Organe sind anatomisch so innig mit einander verbunden, dass gewisse Eigenthümlichkeiten in der Entwicklung des einen das andere beeinflusst. Aus der Vergleichung der Entwicklung des Peribranchialapparates und der Cloacalhöhle sind wir zu dem Schluss gelangt, dass diese Organe durchaus nicht so einander homolog sind, wie es überhaupt angenommen wurde. Zu einem ganz ähnlichen Schluss müssen wir nun auf Grund der schon mitgetheilten Thatsachen und des so innigen Zusammenhanges der Kieme mit dem Peribranchialapparate kommen.

Die ursprünglichsten anatomischen und ontogenetischen Verhältnisse der Kieme bieten uns die Appendicularien dar, welche nur 2 innere und vom Wimperepithel begrenzte Kiemenspalten besitzen. Die primären 2 Kiemenspalten der Ascidienembryonen, deren Existenz bei den Didemniden ich bestätigen kann, sind denen der Appendicularien homolog. In dieser Beziehung stimme ich mit VAN BENEDEN & JULIN gegen WILLEY und SEELIGER überein und will hier bemerken, dass der Bildungstypus der Kiemenspalten bei den von den letztgenannten Autoren beobachteten Ascidien überhaupt von dem der anderen Ascidien bedeutend abweicht und keineswegs als primär betrachtet werden darf. Die Bildung der secundären Kiemenspalten geht nur an den Stellen der Pharyngealwände vor sich, welche die Peribranchialsäcke berühren. Sie kommen nur an den Seitenwänden des Pharyngealsackes vor, während die Bauch- und die Rückenwand undurchbohrt bleiben. Dieses Verhalten ist für alle Ascidien charakteristisch, unabhängig davon, ob sie ektodermale oder entodermale Peribranchialsäcke besitzen. Die Kieme der beiden anderen Tunicatengruppen, nämlich der Salpen und der Dolioliden, weicht anatomisch von der der Ascidien bedeutend ab. Die Kieme der Salpen ist bekanntlich ein in der Athemhöhle schräg verlaufendes Rohr, welches in seinem Inneren einen an beiden Enden offenen Blutsinus enthält. Ihre Lage und Beziehungen zu der Athemhöhle unterscheiden sich vom Bau der Ascidienkieme derart, dass schon von vorn herein keine Homologie zwischen diesen beiden Organen

zu erwarten ist. Oben pag. 584 habe ich die Untersuchungen von Todaro, Brooks und Heider erwähnt, aus denen man die echten Kiemenspalten der Salpen kennen gelernt hat, welche dem gleichnamigen Organe der Appendicularien und den primären Kiemenspalten der Ascidienlarven homolog sind (Textfigur 3 A, B, *Ksp*). Die Zahl der Kiemenspalten, ihre ansehnliche Größe und ihre Beziehungen zum Peribranchialapparat bieten Ähnlichkeiten mit denen der Appendicularienkieme dar. Todaro hat zuerst auf die Homologie der Kiemenspalten der Salpen und Appendicularien hingewiesen. Ich habe schon oben bemerkt, dass, obwohl diese Homologie unzweifelhaft existirt, die Kiemenspalten der Salpen doch nicht direct von denen der Appendicularien, sondern von den primären Kiemenspalten der Ascidienlarven abzuleiten sind.

Nachdem die echten Kiemenspalten der Salpen aufgefunden worden sind, tritt nun die Frage nach der Homologie der angeblichen Kieme der Salpen hervor. Ist im Leibe der Ascidienlarven oder irgend einer anderen Tunicate ein Organ vorhanden, welches als homolog der Salpenkieme anerkannt werden könnte? Diese Frage ist ziemlich leicht zu beantworten, wenn man die Entwicklung der Kiemenspalten der Salpen mit der bei den Ascidien vergleicht. Die Ontogenese dieser Organe ist in beiden Gruppen ziemlich dieselbe. Es bilden sich nämlich zunächst 2 peribranchiale Einstülpungen, die sich bei den Salpen, wie bei den Ascidien (wenigstens bei mehreren) schließen und durch die spätere Verlöthung mit den Kiemenrohren und den Durchbruch in den Kiemensack die primären Kiemenspalten bilden. Während bei den Ascidien bald darauf mehrere Kiemenstigmen entstehen, hört bei den Salpen die Stigmenbildung mit dem Auftreten des 1. Paares auf. Die secundären Stigmen bilden sich bei den Ascidien nur in den Seitentheilen des Kiemensackes; die primären Spalten der Salpen treten ebenfalls in den Seitentheilen des Kiemensackes auf und liegen zu beiden Seiten der angeblichen Kieme. Auf der Rückenseite der Ascidienlarven bleiben die Peribranchialsäcke resp. die daraus entstehende Cloacalhöhle vom Kiemensacke durch einen canalartigen Abschnitt der Leibeshöhle getrennt. Diesen haben wir bei den Ascidienembryonen als subcloacalen Blutsinus bezeichnet. Er ist in der That ein runder Canal, welcher dorsalwärts von der Cloacalwand, ventralwärts von der Wand des Kiemensackes begrenzt wird und an seinen Enden in die gemeinschaftliche Leibeshöhle mündet. Genau denselben Bau zeigt die angebliche Kieme der Salpen: sie ist ebenfalls eine canalartige Ab-

theilung der Leibeshöhle, die unter der Cloacalhöhle liegt und dorsal von der Cloacalwand, ventral von der Wand des Pharyngeal- resp. Kiemensackes begrenzt wird. Diese Übereinstimmung in der Lage und Entwicklung beider Organe, des subcloacalen Sinus der Ascidienlarven und der Salpenkieme, wird aus der Vergleichung der Textfiguren 3 C und F (s. oben pag. 576) und 4 A und B ersichtlich. Nach dem, was man nun aus den neuen Untersuchungen über die

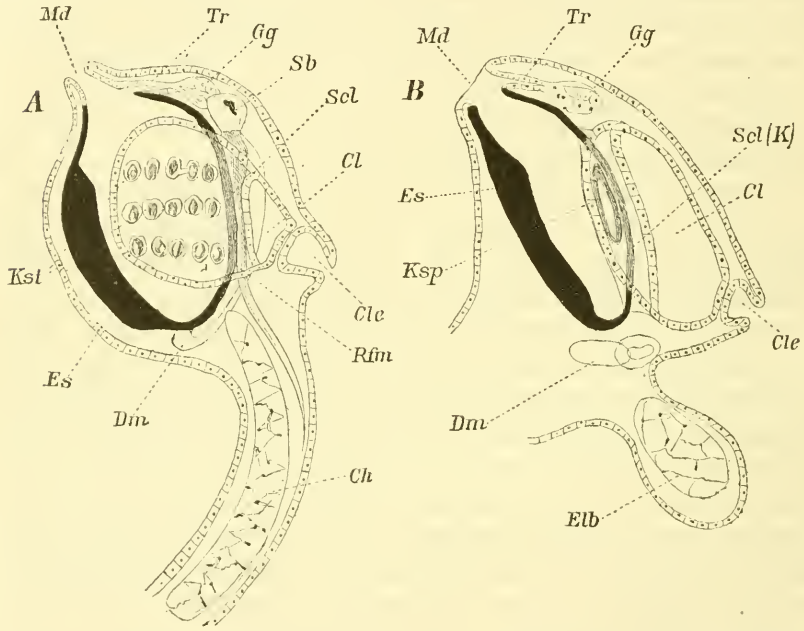


Fig. 4. Schematische Profilansichten A einer Ascidienlarve, B eines Salpenembryos. Schwarz das Entoderm, hell das Ektoderm. *Md* Mund; *Tr* Trichter; *Gg* Gehirnganglion; *Es* Endostyl; *Ksp* primäre Kiemenspalte; *Kst* Kiemenstigmen; *Dm* Darm; *Cl* Cloacalhöhle; *Cle* Cloacaleinstülpung; *Sb* Sinnesblase; *Scl* subcloacaler Blutsinus; *Scl* (*K*); Kieme; *Ch* Chorda; *Elb* Eläoblast; *Rfm* Rumpfmark.

Entwicklung der Kiemenspalten der Salpen kennt, stellt die angebliche Kieme der Salpen nichts Anderes als einen Raum dar, welcher zwischen der Cloacalhöhle und dem Kiemensack, nach der Verwachsung dieser beiden Organe und nach der Bildung der beiden Kiemenspalten, übrig bleibt. Die eben gegebene Darstellung der Entwicklung der Salpenkieme zeigt, dass die angebliche Kieme der Salpen keine Kieme, sondern ein Blutsinus ist, homolog dem subcloacalen Blutsinus der Ascidienlarven.

Der subcloacale Blutsinus der Ascidien ist eigentlich ein Theil des reich entwickelten Sinussystems der Kieme und steht mit den Sinusen zwischen den Kiemenstigmen in Verbindung. Er zeichnet sich vor diesen nur durch seinen bedeutenden Umfang aus, sonst scheint er ihnen gleichwerthig zu sein. Phylogenetisch bietet er aber viel wesentlichere Unterschiede von den Blutsinusen der Kieme dar, als aus seinen anatomischen Beziehungen hervorgeht. Er ist nämlich eins der ältesten Circulationsorgane der Tunicaten. Er existirt bei den Appendicularien, ist aber dort in Folge der Abwesenheit der Cloacalhöhle etwas anders als bei den Ascidien gebaut. Nach Fol[1] liegt bei den Appendicularien zwischen den beiden Kiemenspalten ein Blutsinus, welchen er als Sinus ventral bezeichnet; er soll die Hauptbahn der Blutcirculation darstellen. Die eben angegebene Lage des ventralen Sinus stimmt mit der des subcloacalen Blutsinus vollkommen überein, wie aus dem Vergleich der Textfiguren 3 A und 3 C (*Sv*, *Scl*) ersichtlich ist (oben pag. 576). Er bildet nämlich einen Abschnitt der Leibeshöhle, welcher bei den Appendicularien zwischen den beiden Kiemen, bei den Ascidien zwischen den ihnen homologen Organen (den Peribranchialsäcken und dem Kiemensack) liegt. Diese primäre Form des Circulationsorgans der Kieme konnte natürlich den Bedürfnissen der Blutzufuhr zu den Athmungsorganen nur dann genügen, wenn die Kieme nur 2 Spalten besaß. Hatte aber einmal die Kieme durch das Auftreten der secundären Stigmen eine höhere Stufe erreicht, so konnte der subcloacale Sinus allein der Circulation in der Kieme nicht mehr vorstehen; es kam ihm zu Hilfe ein ganzes Netz von Blutsinusen, welche sich zwischen den secundären Stigmen gebildet und die Circulation in der Kieme aufgenommen hatten. Reducirt sich — wie bei den Salpen — die Zahl der Stigmen auf 2, so verschwindet auch das Netz der Kiemenblutsinuse, und dann tritt der subcloacale Blutsinus wiederum in den Vordergrund. Auf Grund dieser seiner Beziehungen zu den primären Kiemenspalten ist er als Circulationsorgan der primären Spalten, die Blutsinuse der Kieme hingegen als die der secundären Stigmen aufzufassen.

Bei der Besprechung der Salpenkieme will ich bemerken, dass das Organ, welches bei den Ascidiozoiden der Pyrosomen vorkommt, von mir[2] als pharyngealer Blutsinus bezeichnet wurde und eine Ähnlichkeit mit der Kieme der Salpen zeigt, nachdem jetzt die Ent-

---

[1] Etudes etc. (s. oben pag. 553 Anm. 2) pag. 12.

[2] Beiträge etc. (s. oben pag. 496 Anm. 3) pag. 64—66.

wicklung der Salpenkieme genau bekannt geworden ist, der letzteren nicht homolog, sondern nur analog sein kann.

Die Kieme der Dolioliden (Textfigur 3 E, oben pag. 576), weicht von der der anderen Tunicaten am meisten ab. Die Eigenthümlichkeiten in Entwicklung und Bau dieses Organs werden durch die abweichende Bildung des Peribranchialapparates resp. der Cloacalhöhle der Dolioliden bedingt. Wir haben oben pag. 583 gesehen, dass von den Anlagen, welche den complicirten Peribranchialapparat der Tunicaten zusammensetzen, bei *Doliolum* nur die Cloacaleinstülpung angelegt wird und sich später in die Cloacalhöhle verwandelt. Das blinde Ende dieser Höhle betheiligt sich nun an der Bildung der Kiemenspalten, welche als kleine Löcher in der Scheidewand zwischen der Cloacal- und Pharyngealhöhle auftreten. Eine solche Kieme ist weder ihrer Entstehung, noch ihrer Lage nach der Kieme der übrigen Tunicaten homolog und muss als ein secundäres Organ betrachtet werden.

Schließlich will ich hier ein paar Worte über die Beziehung des Kiemenapparates der Tunicaten zu dem der Wirbelthiere hinzufügen. Die beiden Formen der Athmungsorgane weisen unzweifelhaft auf einen gemeinschaftlichen Ursprung hin, und zwar nicht nur desshalb, weil in beiden der Kiemenapparat durch die Umwandlung der Pharyngealhöhle entsteht, sondern auch weil die Spalten in beiden Fällen aus den gleichartigen Elementen entstehen, nämlich den paarigen Ausstülpungen der Pharyngealhöhle (Kiemenrohren) und aus den diesen entsprechenden Ektodermeinstülpungen (Peribranchialsäcken), die mit ihnen verwachsen und in ihre Höhlen durchbrechen. Bei den Wirbelthieren sind die sogenannten Kiemenöffnungen metamer angeordnet; eine ähnliche metamere Vertheilung lässt sich auch bei einigen Tunicaten, wenn nicht in Bezug auf die einzelnen Stigmen, so doch wenigstens in Bezug auf deren Reihen nachweisen. Es fragt sich nun, wie verhalten sich die Stigmata der Tunicaten zu den Spalten der Wirbelthiere? Diese Frage wurde früher in verschiedener Weise beantwortet. Van Beneden & Julin[1] sind der Ansicht, dass die Ascidien sowohl wie die Appendicularien Chordaten sind, welche nur ein Paar Kiemenspalten haben. Dadurch wird die Homologie zwischen den Stigmen der Ascidien und den Spalten der Vertebraten ganz in Abrede gestellt. Dieser Ansicht

[1] E. van Beneden & Ch. Julin, Le système nerveux central des Ascidies adultes etc. in: Bull. Acad. Belg. (3) Tome 8 1884 pag. 13ff. (pag. 54—55).

gegenüber behauptet Willey[1], dass das 1. Spaltenpaar von *Ciona*, welches aus den 4 ersten Stigmen besteht, dem 1. Spaltenpaar von *Amphioxus* homolog sei. Die Ansicht von B. & J. stützt sich auf die Identität der Genese der peribranchialen Säcke der Ascidien und der Kiemenspalten der Vertebraten. Wenn wir in der That bei der Entwicklung der Kieme der Wirbelthiere beobachten, dass jede Spalte aus der Vereinigung der Ausstülpung der Pharyngealhöhle und der Einstülpung des Ektoderms entsteht, und wenn wir die Zahl der Spalten nach der Zahl der Ektodermeinstülpungen bestimmen, so müssen wir dasselbe Princip auch bei der Bestimmung der Zahl der Spalten der Tunicaten anwenden. Bei den Ascidien kommt nur 1 Paar solcher Einstülpungen vor, die sich später in die Peribranchialsäcke umwandeln; demnach darf man bei den Tunicaten nur 1 Paar der den Wirbelthieren entsprechenden Spalten annehmen. Diesem Paar Peribranchialsäcke entspricht ein Paar Kiemenrohre, welches zuerst von B. & J. bei *Clavelina* entdeckt und jetzt von mir in der Ontogenese von *Didemnum* wiedergefunden wurde. Mit B. & J. halte ich nur dieses einzige Paar für das Homologon der Kiemenspalten der Wirbelthiere. Alle übrigen Spalten resp. Stigmen können bei den Tunicaten in verschiedener Weise entstehen: entweder durch Theilung der primären Spalten, wie es bei den einfachen und socialen Ascidien der Fall ist, oder als kleine Ausstülpungen des Pharyngealsackes; jedenfalls unterscheiden sie sich von den primären Kiemenspalten dadurch, dass sie keine ihnen entsprechende Ektodermeinstülpungen haben, und desswegen müssen sie als secundäre, nur den Tunicaten eigene Einrichtungen der Kieme betrachtet werden. Auf Grund dieser Überlegung halte ich die Ansicht von B. & J. für die einzig richtige und betrachte die Tunicaten als Chordaten mit nur einem einzigen Kiemenspaltenpaar. Für alle übrigen Stigmen der Ascidien giebt es bei den Vertebraten keine Homologa.

Darmcanal. Die Entwicklung des Darmcanals bei den Tunicaten ist sehr mannigfaltig. Selbst bei den Ascidien treffen wir 3 verschiedene Modi an. Der einfachste findet sich bei den einfachen Ascidien[2], wo der Darm aus einem nach oben und hinten gerichteten Vorsprung der primären Darmhöhle entsteht. In derselben Weise soll sich auch nach Seeliger[3] der Darmcanal bei *Clavelina* ent-

[1] Studies etc. (s. oben pag. 526 Anm. 1) pag. 335.

[2] Weitere Studien etc. (s. oben pag. 495 Anm. 1) pag. 124.

[3] Entwicklungsgeschichte etc. (s. oben pag. 508 Anm. 1) pag. 32—33, 61.

wickeln. In beiden Fällen wächst dieser »nach abwärts gekrümmte blindgeschlossene Sack eine Strecke in der nämlichen Richtung vor, biegt dann aber nach links um und wächst dorsalwärts und ein wenig nach vorn zu. So erscheint der verdauende Darmtheil hufeisenförmig gekrümmt, aus einer ab- und einer aufsteigenden Röhre gebildet. Erstere gliedert sich in Ösophagus und Magen, letztere wird zum Enddarm, während aus dem Mittelstück der Mitteldarm sich bildet« (pag. 33). Etwas anders soll nach VAN BENEDEN & JULIN[1] der Darmcanal bei einer anderen *Clavelina* entstehen. Ich betrachte diesen Entwicklungstypus als den zweiten, unter der Voraussetzung, dass die Angaben von SEELIGER und von B. & J. überhaupt vollkommen richtig seien. Der Unterschied dieses Typus von dem vorigen ist aber wohl nicht so groß, wie er erscheint. Er besteht nämlich darin, dass der aufsteigende hintere Theil des primären blinden Darmsackes (der eigentliche Darm), anstatt als unmittelbarer Fortsatz des absteigenden Theiles (des Ösophagus und des Magens) weiter zu wachsen, secundär als ein Diverticulum des letzteren entsteht. B. & J. halten dieses Divertikel für homolog mit der kolbenförmigen Drüse von *Amphioxus*, doch scheint mir diese Homologie des festen Bodens zu entbehren. Der 3. Typus des Darmcanals ist bei den Didemniden und Diplosomiden vertreten, wo die Anlagen des Darmcanals ziemlich gleichzeitig mit dem Kiemensack oder selbst früher angelegt werden und außerdem in ganz abweichender Form erscheinen: sie treten nämlich als 2 Blindsäcke zu beiden Seiten des centralen Theiles auf, von denen der rechte die Anlage des Magens, der linke die des Darmes ist. Der Hinterdarm steht anfänglich mit dem Kiemensacke in Verbindung, und der anale Theil desselben (das Rectum), welcher später mit dem linken Peribranchialsack verwächst, mündet ursprünglich in den Kiemensack und schnürt sich erst später davon ab. Diese Entwicklungsart des Darmcanals scheint nicht allein den beiden erwähnten Ascidienfamilien, sondern auch den Pyrosomen[2] eigen zu sein.

Das Vorkommen dieser so verschiedenen Entwicklungstypen des Darmcanals bei so verwandten Thieren, wie es die Ascidien sind, weist jedenfalls auf bedeutende cenogenetische Vorgänge in der Phylogenese dieses Organs hin. Wenn wir noch daran denken, dass 1) ein Theil der Darmanlage, nämlich der Schwanztheil, ganz ent-

[1] Recherches etc. (s. oben pag. 496 Anm. 1) pag. 322—327.

[2] Beiträge etc. (s. oben pag. 564 Anm. 1) pag. 69—72.

schieden auf die Degenerationsvorgänge des primären Darmcanals hinweist, und dass 2) einige Tunicaten, nämlich die Appendicularien, einen nach außen mündenden After haben[1], so tritt uns die Phylogenese dieses Organs noch complicirter entgegen. Dies Alles kann jedenfalls den Beweis dafür liefern, dass die primäre Form des Darmcanals ontogenetisch bei keiner Tunicate mehr erhalten ist. Wir müssen also den Versuch machen, diese primäre Form aus den ontogenetischen Thatsachen zu reconstruiren.

Von allen oben betrachteten Entwicklungsarten des Darmcanals steht offenbar die der einfachen Ascidien der hypothetischen Urform am nächsten. Sie ist die einfachste, indem die Entwicklung des Darmcanals hier nur in einem Wachsthum und in einer Krümmung der blindsackartigen Anlage desselben besteht; am Schluss der Entwicklung erreicht die geschlossene Darmanlage den Peribranchialapparat, verwächst mit ihm und mündet schließlich in seine Höhle ein. Bei der Beurtheilung der Phylogenese des Darmcanals müssen wir deshalb von dieser primären Form ausgehen.

Van Beneden & Julin[2] kommen durch Vergleichung des Darmcanals der Ascidienlarven und von *Amphioxus* zum Schluss, dass der prächordale Theil der Darmanlage beider Thiere einander homolog ist. Der subchordale Theil oder Schwanztheil der Ascidienlarven soll nach B. & J. dem ganzen Rumpftheil des Darmcanals von *Amphioxus* entsprechen. Hiernach stellt der Schwanz der Ascidienlarven eine dem Rumpf von *Amphioxus* homologe Leibesabtheilung dar. Sie bemerken darauf (pag. 387), es sei sehr wahrscheinlich, dass der primordiale Anus bei den gemeinschaftlichen Vorfahren der Tunicaten und Cephalochorden an der hinteren Rumpfspitze lag. Das Schwanzentoderm, oder wie man es nennt, das subchordale Entoderm soll ein degenerirtes Darmrohr sein, welches bei den Vorfahren der Ascidien als Darmcanal functionirte und später durch einen secundären Darmcanal ersetzt wurde.

Dieser Auffassung tritt in der letzten Zeit Willey[3] mit der Ansicht entgegen, dass der Schwanz der Ascidienlarven bloß ein Locomotionsorgan sei, homolog dem Schwanze der Wirbelthiere und

---

[1] Die Angabe von Lahille (Recherches sur les Tuniciers des côtes de France. Toulouse 1890 pag. 137), dass bei den Didemniden »l'anus vient déboucher primitivement à la surface même de l'ectoderme«, ist eben so falsch, wie seine weitere Angabe, er münde in die cloacale Einstülpung (»dépression«).

[2] Recherches etc. (s. oben pag. 496 Anm. 1) pag. 385.

[3] Studies etc. (s. oben pag. 526 Anm. 1) pag. 344.

der postanalen Leibesregion von *Amphioxus*. Willey hält den Darmcanal der Ascidienlarven für ein Homologon desselben von *A.* und stützt sich dabei auf die von A. Lang[1] entwickelten Principien von der Verwandlung der gestreckten Form des Darmcanals in eine U-förmige durch den Wechsel des freien Lebens in ein sessiles. Er führt als ein Analogon für diese Umänderungen *Cephalodiscus* und *Phoronis* an, wo in Folge des sessilen Lebens die ursprünglich gestreckte Gestalt des Darmcanals in eine U-förmige umgewandelt werden musste. Es ist kaum zu bezweifeln, dass solche Änderungen des Darmcanals in mehreren Fällen vorkommen und mit den Bedingungen des sessilen Lebens leicht in Zusammenhang gebracht werden können, aber sie dürfen nicht als eine unumgängliche Folge eines solchen Wechsels betrachtet werden. Wir kennen Thiere, welche ein freies Leben führen und dennoch einen U-förmigen Darm haben, so unter Anderen die Appendicularien, welche ja bei der Discussion unserer Frage am wichtigsten sind. Die Appendicularien besitzen bekanntlich einen Darmcanal, welcher dem der Ascidienlarven wenigstens durch seine U-förmige Gestalt sehr ähnlich ist. Und doch setzen sich die Appendicularien nie fest. Andererseits giebt es auch freischwimmende Tunicaten, wie Pyrosomen, Salpen und Dolioliden, die aller Wahrscheinlichkeit nach von den sessilen Tunicaten abstammen und ihr ursprüngliches Leben gegen das freie eingetauscht haben, jedoch einen Darmcanal aufweisen, der in nichts von dem der sessilen Tunicaten abweicht. Sie haben also bei ihrer Umwandlung in freie Wesen die Form ihres Darmcanals gar nicht gewechselt. Daraus folgt, dass, obwohl bei manchen sessilen Thieren ein U-förmiger, bei den freischwimmenden aber ein gerader Darmcanal vorkommt, wir doch diese beiden Formen durchaus nicht als absolut charakteristisch für diese oder jene Lebensweise betrachten dürfen. Wenn wir aber selbst die Richtigkeit von Willey's Deductionen anerkennen, so ist dadurch keineswegs die directe Umwandlung des geraden Darmcanals in einen U-förmigen bewiesen, denn die letztere Form kann nicht nur durch die Krümmung des geraden Darmcanals, sondern auch als eine Neubildung entstehen, was eben für die Tunicaten sehr wahrscheinlich ist.

Willey stützt sich in seinen Äußerungen über den ausschließlichen Werth des Ascidienschwanzes als Locomotionsorgan und über die nicht vorhandene Homologie zwischen ihm und dem Rumpfe von

[1] A. Lang, Zum Verständnis der Organisation von *Cephalodiscus* etc. in: Jena. Zeit. Naturw. 25. Bd. 1890 pag. 1 ff.

Amphioxus auf folgende Worte von O. Hertwig, die er anführt[1]: »Ob wir von einem wirklichen Schwanzdarm reden dürfen, erscheint mir fraglich. Allerdings verlängert sich das innere Keimblatt als ein Strang in die Schwanzanlage hinein, als eine Ausstülpung der Beckendarmwand. Es scheint aber meist nicht zur Ausbildung einer Höhlung zu kommen und später schwindet der Strang und löst sich in andere Gewebe auf. Bei keinem Wirbelthier wird er wohl je als Darm functionirt haben, so dass ich vorschlage, den Namen Schwanzdarm ganz fallen zu lassen und ihn durch die zu keinen falschen Vorstellungen führende Bezeichnung ‚Entodermstrang des Schwanzes' zu ersetzen.« Der angeführte Passus kann kaum auf die Ascidien angewendet werden. Es handelt sich offenbar um den Schwanzdarm, welcher sich als eine Ausstülpung der Beckendarmwand bei den Wirbelthieren bildet, und nicht um den Schwanzdarm, welcher, wie bei der Ascidienlarve, mit dem übrigen Theile der primären Darmhöhle, mit der prächordalen Blase (vésicule préchordale von B. & J.) angelegt wird. Offenbar ist dieser ein integrirender Theil des ganzen Kiemendarmapparates, welcher aber functionslos bleibt und mit vollkommenem Recht als ein rudimentäres Organ betrachtet werden muss.

Die Ontogenese der Ascidien bringt auch directe Beweise dafür, dass das Schwanzentoderm ursprünglich einen Darm darstellte. Nach den Angaben von Davidoff[2], die Willey unberücksichtigt gelassen hat, tritt das Schwanzentoderm der Embryonen von *Distaplia magnilarva* als geschlossenes Rohr auf, indem es vorn eine Höhle enthält, die offenbar später verschwindet.

Dass der Schwanz der Ascidienlarven physiologisch ein Locomotionsorgan ist, unterliegt keinem Zweifel. Daraus folgt aber nicht, dass er von Anfang an nur als ein Ruderorgan functionirt hat. In der Ontogenese der Ascidien finden wir wenigstens keine Beweise dafür. Im Gegentheil, die Anlage des Schwanzes verräth eine vollkommene Homologie resp. Homodynamie mit der des Rumpfes, indem sie nicht nur aus denselben Theilen wie der letztere besteht, sondern auch in den frühesten Stadien gar nicht davon abgegrenzt ist. Der Haupttheil des Schwanzes, die Schwanzmuskeln, werden mit dem Mesoderm des Rumpfes gemeinschaftlich angelegt und trennen sich erst später, nach der Ausbildung der Chorda, davon. Das Entoderm des

---

[1] O. Hertwig, Urmund und Spina bifida etc. in: Arch. Mikr. Anat. 39. Bd. 1892 pag. 353ff. (pag. 457).

[2] Untersuchungen etc. (s. oben pag. 509 Anm. 1) pag. 625 u. 632.

Schwanzes ist ebenfalls nur das hintere Stück des Entoderms des Embryos, von welchem es sich erst nach der Bildung der zur Anlage des Darmcanals dienenden Ausstülpung trennt.

Auf Grund dieser ontogenetischen Vorgänge stimme ich der Ansicht von B. & J. vollkommen bei. Es ist jedenfalls viel richtiger, den Schwanz der Ascidienlarven für einen umgewandelten Rumpf, als für eine Neubildung zu halten. Denn erst bei dieser Ansicht können die Eigenthümlichkeiten des Ascidiendarmes richtig erklärt werden. Die Embryologie zeigt, dass der U-förmige Darmcanal der Ascidienlarven nicht durch die Krümmung des ursprünglich geraden Darmes entsteht. Er tritt bei den Ascidien zu verschiedenen Zeiten ihrer Entwicklung auf: bei den einfachen kommt er viel später als z. B. bei den Didemniden und den Diplosomiden zum Vorschein. Immerhin steht er nur mit dem vorderen Theile der primären Darmhöhle in Zusammenhang und ist als eine Art Ausstülpung derselben zu betrachten. Beim Vergleich des Darmes der Ascidienlarven mit dem von *Amphioxus* darf er nicht in Betracht gezogen werden. Man darf nur den geraden Darm der Ascidienembryonen vor der Bildung des U-förmigen Darmcanals mit dem von *Amphioxus* in dem entsprechenden Stadium als homolog betrachten. Der definitive Darmcanal bildet sich in den beiden Chordatengruppen in verschiedener Weise: bei *Amphioxus* durch Differenzirung der röhrenförmigen geraden Darmanlage, bei den Ascidien durch Bildung eines Vorsprunges, der pharyngealen Höhle, welcher als Blindsack wächst, sich krümmt und endlich entweder einfach nach außen (Appendicularien) oder in die Peribranchialhöhle (Ascidien) durchbricht. Daraus folgt, dass in dem Entwicklungscyclus der Ascidien zwei Zustände des Darmcanals zu erkennen sind: ein primärer, welcher ein gerades, vorn erweitertes Rohr gewesen und dem Darmcanal von *Amphioxus* homolog ist, und ein secundärer, welcher als eine Neubildung entstand. Die Umwandlung des ersten von diesen Zuständen in den anderen und die Atrophie des ganzen hinteren Theiles des ursprünglich geraden Darmcanals der Ascidien musste gleichzeitig mit der Umwandlung des ganzen hinteren Leibestheiles der Ascidienahnen in ein Locomotionsorgan (Schwanz) geschehen; ontogenetisch entspricht diese Zeit dem Stadium, wo der secundäre Darmcanal angelegt wird.

Nimmt man an, dass der Schwanz der Ascidienlarven durch die Umwandlung des Rumpftheiles entstanden ist, so kann man auch die Atrophie des ursprünglichen Darmes leicht verstehen. Sie ist nämlich durch die Specialisirung des Schwanz-

theiles zur Locomotion hervorgerufen; bei der Verwandlung des Hinterleibes der Ascidienvorfahren in einen Ruderschwanz wird natürlich die ursprüngliche digestive Function des Darmes für das Thier nachtheilig, und dies giebt nun den Grund dafür ab, dass der Schwanzdarm atrophirt ist, und der Rumpfabschnitt des Darmcanals die Verdauung allein übernommen hat.

Der Kiemendarmapparat der Doliolid en weicht anatomisch sowie ontogenetisch von dem der anderen Tunicaten am meisten ab. Nach Ulianin[1] soll das Archenteron, welches als Einstülpung bei der Gastrulation entsteht, sich keineswegs an der Bildung der Kieme und des Darmcanals betheiligen. Die Pharyngealhöhle entsteht dann als eine Ektodermeinstülpung, welche von vorn nach hinten wächst, der Wand der Cloacalhöhle begegnet und durch Verwachsung damit die Kiemenlamelle bildet. »Alle Theile des Darmcanals (Ösophagus, Magen und Darm) bilden sich aus einer soliden zelligen Auftreibung des unteren Theiles der Hinterwand der Pharyngealhöhle« (pag. 58). Der ganze Kiemendarmapparat von *Doliolum* soll demnach ausschließlich ektodermal sein; das Entoderm verhält sich dabei ganz passiv. Diese eigenthümliche Entwicklung sucht Ulianin durch folgende Hypothese zu erklären: das Archenteron ist hier »demselben Schicksal unterworfen, wie der Hinter-(Schwanz)theil des Archenterons der Ascidienlarve. Der Chordastrang entsteht wahrscheinlich eben so wie bei den Ascidien aus der Rückwand des Archenterons der Gastrula; eben so wie im Schwanze des Ascidienembryos wird die übrig gebliebene Wand des Archenterons wahrscheinlich zum Mesoderm umgebildet« (pag. 50). Solche Fälle, wo das Entoderm bei der Bildung des Darmcanals durch das Ektoderm ersetzt wird und sich nur in geringem Maße an der Bildung des Darmcanals betheiligt, kennt man aus der Ontogenese anderer Thiere, z. B. der Isopoden unter den Crustaceen, wo der ganze Darmcanal aus 2 Ektodermeinstülpungen, einer hinteren und einer vorderen, entsteht. *Doliolum* verhält sich hierin vollkommen analog.

5. Die Kiemenschläuche. Das Procardium und die Entwicklung des Pericardiums und des Herzens.

Es ist keine leichte Aufgabe, die Morphogenie und Morphologie dieser Organe darzustellen, und wenn ich über die Entwicklung des

---

[1] Die Arten etc. (s. oben pag. 567 Anm. 1) pag. 52 und 57—58.

Herzens und der Procardialrohre hier reden will, so verfolge ich keineswegs den Zweck, die controversen Angaben der Beobachter in Einklang zu bringen, sondern nur die morphologische Bedeutung der Kiemenschläuche aufzuklären. Ich betrachte alle oben aufgezählten Organe zusammen, weil sie ihrer Entwicklung nach in nächster Beziehung zu einander stehen, und beginne mit der Entwicklung des Pericardiums.

Es existirt im Leibe der Tunicaten kein anderes Organ, über dessen Entwicklung die Angaben einander so widersprechen, wie über das Pericardium und das Herz. Nach einigen Beobachtern soll das Pericardium aus dem Mesoderm, nach anderen aus dem Entoderm entstehen. Bei meinen eigenen Untersuchungen bin ich sowohl der ersten, als auch der zweiten von den beiden Bildungsarten begegnet und kann desswegen weder der einen, noch der anderen von beiden Ansichten anhängen. Bei *Distaplia*, *Diplosoma* und *Pyrosoma* habe ich eine mesodermale Entstehung des Herzens angetroffen, für *Didemnum* hingegen muss ich mich ganz entschieden zu Gunsten des entodermalen Ursprungs dieses Organs aussprechen. Zur Zeit will ich keinen Versuch machen, diese so verschiedenen Entwicklungsarten in Zusammenhang zu bringen, sondern bemerke nur, dass die meisten Embryologen der letzten Jahre sich zu Gunsten des entodermalen Ursprungs des Tunicatenherzens ausgesprochen haben. Sie stützen sich freilich alle auf die Beobachtungen an einer und derselben Ascidie, nämlich an *Clavelina*, die in dieser Beziehung genauer als die anderen Tunicaten untersucht wurde.

Der Erste, welcher die entodermale Entstehung des Herzens bei den Ascidien nachgewiesen hat, war Seeliger[1]. Seine Untersuchungen beziehen sich auf *Clavelina*. Er sah das Pericardium »als eine kleine Ausstülpung der ventralen Wand des Kiemendarmes dicht hinter dem Ende des Endostyls« auftreten. »Der hintere Theil dieses Entodermfortsatzes beginnt sich dann von dem vorderen abzuschnüren. Auf diese Weise entsteht ein allseitig geschlossener Zellsack, der an der hinteren Wand seines vorderen Endes durch eine Röhre an dem Kiemendarm befestigt ist. Bald löst sich der Zusammenhang zwischen dem entodermalen Säckchen und der Röhre, die vorn stets mit der Kiemendarmhöhle communicirt, vollkommen. Das Säckchen bildet weiterhin Pericardium und Herz.« Über das weitere Schicksal der Röhre kann Seeliger keine sicheren Mittheilungen machen. Er

[1] Entwicklungsgeschichte etc. (s. oben pag. 508 Anm. 1) pag. 34.

sagt nur: »während des Larvenlebens scheint dieser entodermale Fortsatz bei den Ascidien zurückgebildet zu werden«.

Ein Jahr später haben VAN BENEDEN & JULIN[1] die entodermale Entstehung des Herzens an einer anderen *Clavelina* bestätigt und die Angaben von SEELIGER bedeutend ergänzt. Die Ergebnisse der Untersuchungen von B. & J. stimmen mit denen von SEELIGER in so fern überein, als sie ebenfalls die Entwicklung des Pericardiums zur Bildung eines Entodermfortsatzes, welchen sie als Procardium bezeichnen, in nächste Beziehung stellen. Sie fassen ihre Resultate in folgenden Worten zusammen[2]: »Le péricarde, dont une partie constitue le tube cardiaque, et l'épicarde naissent d'une même ébauche et constituent des parties differentiées d'une même formation embryonnaire que nous désignons sous le nom de procarde. Le procarde se constitue de deux portions latérales non seulement distinctes, mais séparées l'une de l'autre, de deux bourrelets procardiques, qui naissent l'un et l'autre de l'hypoblaste, au plancher de la cavité branchiale, vers la limite entre le sac branchial et l'oesophage. Ces deux bourrelets cellulaires pleins d'abord, adhérents à l'hypoblaste dont ils proviennent, s'en détachent bientôt vers le milieu de leur longueur, puis à leur extrémité postérieure; ils constituent alors deux cylindres procardiques, fixés seulement par leur extrémité antérieure.... Bientôt une cavité apparaît dans chacun des organes, et presque aussitôt après, les deux cylindres s'étant soudés entre eux, les deux cavités se mettent en communication l'une avec l'autre. Les portions terminales des cylindres soudés entre eux donnent ainsi naissance à une vésicule unique, dont la cavité est délimitée par un épithélium formé d'une assise unique de cellules. Cette vésicule se rattache à l'hypoblaste branchial par deux cordons pleins, les restes des deux cylindres procardiques. Mais bientôt ces cordons s'excavent à leur tour; il en résulte la formation de deux tubes ou canaux par lesquels la cavité de la vésicule se met en communication avec la cavité branchiale. La vésicule terminale constitue l'ébauche du sac péricardique; les deux tubes qui le rattachent au sac branchial sont les premiers rudiments de l'épicarde.«

In der letzten Zeit hat WILLEY[3] die Entwicklung des Pericardiums bei *Clavelina* und *Ciona* untersucht und die Angaben von

---

[1] Recherches etc. (s. oben pag. 496 Anm. 1).

[2] Recherches etc. (s. oben pag. 496 Anm. 1) pag. 303—304.

[3] Studies etc. (s. oben pag. 526 Anm. 1) pag. 337.

B. & J. zum Theil bestätigt. Seine Untersuchungen beziehen sich aber nur auf die ersten Stadien des Procardiums. Anstatt der von B. & J. angegebenen paarigen Anlagen des Procardiums hat er nur eine einzige unpaare gefunden. Es ist bemerkenswerth, dass bei *Ciona* WILLEY kein Procardium finden konnte.

Durch die Untersuchungen von B. & J. haben unsere Kenntnisse auf diesem Gebiete einen bedeutenden Fortschritt gemacht. Die beiden Forscher haben nicht nur die Entwicklung des Pericardiums aus den Darm-Ausstülpungen nachgewiesen, sondern auch die sehr complicirte Entwicklung dieses Organs aufgeklärt. Sie haben gezeigt, dass das Pericardium nicht aus einem Entodermfortsatz, wie SEELIGER meinte, sondern aus der Verbindung zweier Fortsätze entsteht, welche sie als Procardium bezeichnen. Weiter haben sie auch ermittelt, dass diese Fortsätze nach der Abtrennung des Pericardiums nicht verschwinden, sondern als Epicardialrohre bestehen bleiben. Unsere Kenntnisse über die Epicardialrohre resp. über das Procardium der Ascidien sind aber bis jetzt zu ungenügend, um allgemeine Schlüsse über das Vorkommen dieser Organe und ihre verschiedenen Modifikationen ziehen zu können. Die Vorgänge, die ich bei meinen Untersuchungen an den Diplosomiden und Didemniden kennen gelernt habe, haben mich davon überzeugt, dass die Umwandlungen des Procardiums resp. Epicardiums sehr mannigfaltig sind.

Die entodermale Entstehung des Herzens habe ich nur bei *Didemnum* beobachtet. Meine Untersuchungen an den Embryonen und Knospen von *Diplosoma*, *Distaplia* und *Pyrosoma* haben mich zur Annahme eines mesodermalen Ursprungs dieses Organs geführt. Wie man diese widersprechenden Angaben in Zusammenhang bringen muss, das kann ich einstweilen nicht erklären; ich werde aber die nächste Gelegenheit benutzen, um meine Untersuchungen in dieser Beziehung nochmals zu prüfen und das Räthsel, so weit wie es möglich ist, zu lösen. Die Entwicklung des Pericardiums von *Didemnum* stimmt mit der von VAN BENEDEN & JULIN angegebenen vollkommen überein. Es bilden sich nämlich 2 hohle Fortsätze des Kiemensackes, die ich als Kiemenschläuche bezeichnet habe, und die auf der Bauchseite durch ihre blinden und blasenförmig aufgetriebenen Enden mit einander verwachsen. Aus dieser Verwachsung entsteht ein Bläschen, das vom linken Kiemenschlauch abreißt, mit dem rechten aber vorläufig in Zusammenhang bleibt. Dann trennt es sich auch von diesem ab, geräth in die Leibeshöhle, stülpt sich ein und stellt das Peri-

cardium und das Herz dar. Diese kurzgefasste Entwicklungsgeschichte des Pericardiums von *Didemnum* ist beinahe eine wörtliche Wiederholung der Angaben von B. & J., welche sich ja auf *Clavelina* beziehen.

Die Übereinstimmung der Ergebnisse meiner Untersuchungen mit denen von B. & J. führt mich zum Schluss, dass 1) die beiden Kiemenschläuche von *Didemnum* nichts Anderes als Procardialrohre darstellen; ich hätte sie von Anfang an mit diesem Namen belegen können und habe ich es nur nicht gethan, um die Homologie dieser Organe mit dem Kiemenschlauch von *Diplosoma*, welcher eine ganz andere Rolle spielt, hervorzuheben. 2) Da der Kiemenschlauch von *Diplosoma* mit dem von *Didemnum* vollständig übereinstimmt, so ist er auch nichts Anderes, als das rechte Procardialrohr. Das linke Procardialrohr kommt bei *Diplosoma* gar nicht zur Entwicklung. 3) Das Schicksal der Procardialrohre von *Didemnum* und *Diplosoma* ist ganz verschieden. Während sie bei *Didemnum* zur Bildung des Pericardiums und der Epicardialrohre dienen, verwandelt sich der einzige Kiemenschlauch von *Diplosoma* in einen Kiemensack des ventralen Individuums, stellt also gewissermaßen ein Proliferationsorgan dar. 4) Da das Procardium von *Diplosoma* bei der Bildung des ventralen Individuums verbraucht wird, so betheiligt es sich weder bei der Bildung des Pericardiums, noch des Epicardialrohres. Die beiden letzten Organe bilden sich in jedem der beiden Individuen der Diplosomalarve selbständig. Sie gehören also den Organen der 2. Generation an.

Es ist bei dem gegenwärtigen Stande unseres Wissens von der Ontogenese der Synascidien schwer, die eben erörterten Erscheinungen zu erklären. Wenn man erst die Embryologie mehrerer Repräsentanten dieser interessanten Thiergruppe besser kennt, werden auch natürlich die Übergangsformen aufgefunden, welche diese sonderbaren Erscheinungen mit den gewöhnlichen Entwicklungsformen verbinden. Die allgemeine Discussion der Frage nach der Natur der eben beschriebenen Organe ist um so schwieriger, als man bis jetzt nicht nur die Funktion der anscheinend sehr wichtigen Pro- resp. Epicardialrohre, sondern auch ihre Verbreitung in der Ontogenese der Tunicaten nicht kennt. Hier will ich nur bemerken, dass die Bildung des Kiemensackes des ventralen Individuums aus dem rechten Procardialrohr bei *Diplosoma* mehr auf die Theilung als auf die Knospung dieses Rohres zurückgeführt werden muss, worauf ich

etwas genauer weiter unten pag. 625 zu sprechen komme. Gehen wir nun zur Entwicklung des Herzens über!

Das Herz der Tunicaten ist ein Product des Pericardiums. Bei allen entsteht es durch die Einstülpung der dorsalen Wand des Pericardiums, und zwar derart, dass die Ränder dieser Einstülpung gegen einander wachsen und sich mit einander verlöthen. Es bildet sich an der Berührungsstelle der Ränder eine Naht, die bei manchen Tunicaten zeitlebens besteht. Die Einstülpung verwandelt sich schließlich in ein nach beiden Enden offenes Rohr, dessen Höhle mit der Leibeshöhle oder den Blutsinusen in Verbindung steht, während die des Pericardiums geschlossen ist. Aus dieser Entwicklung muss man schließen, dass das Herz phylogenetisch später entstanden ist, als das Pericardium. Man könnte erwarten, einige Tunicaten zu finden, die noch kein geschlossenes Herz, sondern nur ein der Blutcirculation angepasstes Pericardium besitzen. Diese Vermuthungen sind eigentlich im sogenannten Herzen der Appendicularien realisirt.

Das Herz der Appendicularien zeichnet sich vor dem der anderen Tunicaten bedeutend aus. Es stellt nämlich eine einfache Blase dar, in welcher Pericardium und Herzschlauch nicht von einander gesondert sind. Fol[1] unterscheidet an ihm 3 Theile: 1) zwei laterale Massen, die als Anheftungspunkte für die Muskeln dienen, 2) eine feine Membran und 3) eine halbcylindrische, Muskelfibrillen enthaltende Membran, welche an den beiden lateralen Massen befestigt ist und die beiden entgegengesetzten Öffnungen begrenzt. Diese Angaben Fol's an *Fritillaria* kann ich an *Oikopleura* in einigen Punkten bestätigen; ich habe mich aber von der Existenz der beiden Öffnungen nicht überzeugt, und es scheint mir immer, dass der Blutstrom nicht durch den Herzschlauch, sondern zwischen dem Darm und der Muskellamelle läuft.

Die Lage des Herzens von *Oikopleura* ist der bei anderen Tunicaten analog. Es liegt unter der Magenerweiterung und stellt einen weiten Sack dar, welcher durch die erwähnten sogenannten lateralen Zellplatten (Taf. 24 Fig. 134, *Msl Zl*) einerseits an der Magenwand, andererseits an der Körperwand befestigt ist. Die Zellplatten, welche nach Fol bei *Fritillaria* nur aus je 1 Zelle bestehen sollen, sind hier aus mehreren Zellen zusammengesetzt und eigentlich nicht lateral, sondern ventral resp. dorsal gelegen; ich will sie als Bauch- resp. Rückenplatte des Herzens bezeichnen. Sie dienen offen-

[1] Etudes etc. (s. oben pag. 553 Anm. 2) pag. 11.

bar zur Fixation des Herzens und sind gewiss dazu bestimmt, das Herz während seiner Contraction in einer gewissen Stellung festzuhalten. Die beiden von Fol angegebenen Membranen, wovon die eine musculös, die andere sehr fein ist, bilden die eigentlichen Wände des Herzens, und da sie verschieden gebaut sind, so ist es schon von vorn herein klar, dass sie sich nicht gleich bei der Herzcontraction verhalten. Als echter Contractionsapparat des Herzens muss natürlich die Muskelmembran (Fig. 134 *Msl*) fungiren; die ihr entgegenstehende Zellenmembran (*Zl*) muss sich bei der Blutbewegung passiv verhalten. Die erstere schließt sich der Magenwand an, die andere liegt in der Leibeshöhle frei. Ich will diese topographischen Verhältnisse besonders hervorheben, da sie beim Vergleich des Herzens der Appendicularien mit dem der anderen Tunicaten sehr wichtig erscheinen.

Das Herz der Appendicularien unterscheidet sich von dem der anderen Tunicaten hauptsächlich dadurch, dass es einen einzigen Schlauch darstellt und sich nicht in Pericard- und Herzschlauch sondert. Es fragt sich nun, wie verhält sich das Herz der Appendicularien zu dem der anderen Tunicaten? Es fehlen uns leider die wichtigsten Grundlagen für die Discussion dieser Frage, da wir von der Embryologie der Appendicularien so gut wie gar nichts wissen. Nach den anatomischen Verhältnissen dieses Organs zu urtheilen, zeigt es eine Reihe von Unterschieden von dem Herzen der übrigen Tunicaten, hat aber genau dieselbe Lage zu den übrigen Organen des Leibes wie jenes. Daraus können wir jedenfalls schließen, dass es auch in einer verwandtschaftlichen Beziehung dazu steht. Das Herz der Appendicularien liegt nämlich in dem Raume der Leibeshöhle, der vom Magen und Darm begrenzt wird. Es ist auch mit seiner musculösen Wand dem Darm zugewendet und liegt ihm sogar dicht an. Dies stimmt mit dem eines jungen Pericardiums, worin das Herz eben erst eingestülpt ist, vollkommen überein. Die Einstülpung des Herzens tritt auch bei diesem an der dem Darmcanal zugewandten Wand auf. Der histologische Bau der Pericardialwand und der Herzwand ist verschieden: jene stellt eine zellige Membran dar, diese ist musculös. Dieselben Unterschiede im Bau finden wir auch zwischen der äußeren und der inneren, nämlich der Darmwand anliegenden Wand des Appendicularienherzens. Wenn wir ferner das junge Pericardium der Tunicaten mit eben begonnener Herzeinstülpung zum Vergleich heranziehen, so tritt uns die Ähnlichkeit im Bau des Pericardiumherzens und des Appendicularienherzens

noch schärfer entgegen, indem dort das Pericardium noch einen einzigen Schlauch darstellt, dessen innere, dem Darmcanal zugekehrte, und dessen äußere, dem Ektoderm zugekehrte Wand differenzirt sind. Jene ist die Anlage der Muskelschicht, welche später zum Herzen wird, diese die Anlage der Pericardiumwand. Diese Übereinstimmung in Lage und Bau zwischen dem Appendicularienherz und dem Pericardiumherz der Tunicaten veranlasst mich zu dem Schluss, dass das sog. Herz der Appendicularien ein Pericardium mit einer schwach ausgebildeten Herzeinstülpung ist, und dass seine zellige Membran der Pericardium-Wand, seine musculöse Wand der Herzeinstülpung entspricht.

Gegen eine solche Auffassung spricht offenbar die von Fol angegebene Existenz von 2 Öffnungen im Pericardium, die zum Eintritt und zum Austritt des Blutes dienen sollen. Ich habe mich weder an den Schnitten noch an den lebendigen Appendicularien von der Existenz dieser Öffnungen überzeugt. Gegenbaur[1] war in dieser Beziehung nicht glücklicher als ich, indem er sagt: »Die Schnelligkeit der Actionen erlaubt keine Erkennung der nothwendigerweise vorhandenen Öffnungen des Herzens.« Beim Fehlen der Öffnungen kann natürlich der angebliche Herzschlauch der Appendicularien nicht als ein Rohr fungiren, durch welches das Blut in einer oder der anderen Richtung getrieben werden kann. Er fungirt meiner Meinung nach in dieser Weise nicht. Der Blutstrom, welcher aus der ventralen Hauptbahn kommt und in das Herz strömt, kann zwischen der musculösen Membran und der Wand des Darmcanals gehen; die musculöse Membran arbeitet dabei in derselben Weise, wie die Muskeln des Herzens der anderen Tunicaten, mit dem Unterschied jedoch, dass sie kein Rohr bildet. Darum ist auch diese musculöse Höhle des Appendicularienherzens der Darmwand angeschlossen, welche in physiologischer Beziehung das fehlende Stück der Herzhöhle ersetzt. Es ist freilich sehr schwer, sich direct von diesen Verhältnissen bei den Appendicularien zu überzeugen, da ihr Blut ungefärbt und ohne Blutkörperchen ist, aber der Bau des Herzens steht mit diesen Vorstellungen vollkommen im Einklang. Wäre das angebliche Herz ein Pumprohr, durch welches das Blut strömen soll, so hätte es jedenfalls überall, auf seiner ganzen Oberfläche musculöse Wände, wie das Herz der übrigen Thiere gehabt. Die Existenz

[1] Bemerkungen etc. (s. oben pag. 573 Anm. 3) pag. 419.

der Muskeln nur auf einer Wand der Herzhöhle spricht jedenfalls dafür, dass nur diese Wand als Herz fungirt.

6. Die Chorda dorsalis und die Vorfahren der Chordaten.

Die Angaben über die Entwicklung der Chorda bei den Ascidien lauten ziemlich einstimmig dahin, dass sie sich aus dem hinteren Theile der Rückenwand der primären Darmhöhle bilde. Die erste Angabe darüber, welche von KOWALEWSKY[1] herrührt, wurde von SEELIGER[2] und VAN BENEDEN & JULIN[3] bestätigt und bedeutend ergänzt. Nach SEELIGER bildet sich die Chorda aus den beiden hintersten Entodermzellen. »Mit der Verengung des Gastrulamundes erscheinen zu beiden Seiten desselben immer mehr die Chorda bildende Zellen. Ursprünglich gehen die Chordazellen auf dem optischen Längsschnitt nach vorn zu continuirlich in die darmbildenden Entodermzellen über. Bald aber beginnen sie sich von diesen deutlich abzusetzen, und das Darmblatt fängt an, am vorderen Ende der Chorda ventralwärts unter dieser fort zu wachsen, so dass endlich die Chorda zu einem vollkommen isolirten Gebilde geworden ist, das sich aus zwei Zellenreihen zusammensetzt.« Einen bedeutenden Fortschritt machten unsere Kenntnisse durch VAN BENEDEN & JULIN. Diese zeigten, dass die Chorda als eine Platte unter der Nervenrinne entsteht, die sich dann zu einer Rinne krümmt, schließlich aber durch die Vereinigung ihrer Ränder sich in einen soliden Strang verwandelt und vom Entoderm trennt. Der Schluss der Chordarinne schreitet allmählich von hinten nach vorn fort. Die Anlage der Chorda bleibt aber ziemlich lange vorn mit dem Darmentoderm verbunden, und zwar selbst dann, wenn sie im optischen Längsschnitt schon davon getrennt zu sein scheint. Die Chorda liegt dem Schwanzdarme parallel, und daraus kann man schon schließen, dass sie, wenigstens so lange sie mit der primären Darmhöhle noch verbunden ist, eigentlich einen hinteren Blindsack derselben darstellt. Sehr wichtig erscheint weiter, dass nach B. & J., denen auch die früheren Beobachter (SEELIGER und KOWALEWSKY) beistimmen, die Chorda ein paariges Organ ist. Nach K. und S. soll sie aus 2 Zellreihen entstehen; nach B. & J. (pag. 274) ist offenbar die Zahl dieser Zellreihen größer,

[1] Weitere Studien etc. (s. oben pag. 495 Anm. 1) pag. 106.
[2] Entwicklungsgeschichte etc. (s. oben pag. 508 Anm. 1) pag. 54.
[3] Recherches etc. (s. oben pag. 496 Anm. 1) pag. 260 ff.

aber die Anlage der Chorda soll von Anfang an aus zwei Seitenhälften bestehen.

Die Entwicklung der Chorda bei den Synascidien ist im Vergleich mit der der einfachen Ascidien, wie schon von vorn herein zu erwarten war, bedeutend modificirt. Sie hat keine Höhle, und das hängt damit zusammen, dass die primäre Darmhöhle bei den Synascidien erst nach der Bildung der Chorda zu Tage tritt. Davidoff[1] theilt mit, »dass die ganze Anlage der Chorda [von *Distaplia*] von Anfang an nach hinten gedrängt wird, so dass sie nur die hintere Wand des Vorderdarmes begrenzt und also von Hause aus über dem caudalen Darm liegt«. Die Anlage der Chorda bei *Didemnum* stimmt mit der von *Distaplia* in so fern überein, als sie ebenfalls von Hause aus über dem caudalen Darm liegt. Sie bleibt aber mit dem Entoderm ziemlich lange verbunden und besteht aus 2 ziemlich symmetrischen Hälften, von denen jede wiederum 2 Zellenreihen umfasst. In dieser Beziehung wiederholt sie die wichtigsten Stadien der Chorda der socialen Ascidien und weicht davon nur darin ab, dass sie keine Höhle enthält. Bei *Diplosoma* habe ich aber die Höhle am ganzen hinteren Ende auch beobachtet; sie ist wahrscheinlich der Höhle bei *Clavelina* homolog, obwohl sie hinten auftritt, während der Schluss der Chordahöhle bei *Clavelina* vom hinteren Leibesende des Embryos anfängt.

Auf Grund dieser Vorgänge sind wir zu den folgenden Schlüssen berechtigt: 1) die Chorda ist ursprünglich ein Theil der Darmhöhle; 2) sie entsteht aus dem hinteren Blindsacke derselben, welcher vorn sich in die Darmhöhle öffnet, hinten seine Höhle verliert und zu einem soliden Strang wird; 3) der Blindsack, woraus die Chorda entsteht, liegt dem Schwanzdarm parallel. Diese Sätze veranlassen uns weiter dazu, in der primären Darmhöhle der Tunicaten einen Rumpf- und einen Schwanztheil zu unterscheiden, wovon der erste durch den Kiemensack und die Kiemenrohre, der zweite durch den Schwanzdarm und den Chordablindsack dargestellt wird. Die Kiemenrohre sind symmetrische Ausstülpungen des Kiemensackes und unterscheiden sich angeblich durch die Lage von der Chorda, die median ist; wir haben aber gesehen, dass die meisten Beobachter auch in der Chordaanlage eine Symmetrie nachgewiesen haben. Wenn die Chorda in der That aus 2 symmetrischen Blindsäcken der primären Darmhöhle entstanden ist — wofür freilich nur die sym-

[1] Untersuchungen etc. (s. oben pag. 509 Anm. 1) pag. 623—632.

metrische Gestalt ihrer Anlage spricht — so sind die Chordaschläuche und die Kiemenrohre als homodyname Gebilde aufzufassen, welche vom centralen Theile resp. von dem Kiemensack herrühren. Der Schwanzdarm ist die unmittelbare Fortsetzung des Kiemensackes nach hinten; er muss, wie aus den Angaben von Davidoff hervorgeht, vormals hohl gewesen sein. Auf Grund seiner Lage und der eben hervorgehobenen Homodynamie der Chorda mit den Kiemenrohren muss er als dem Kiemensacke homodynam bezeichnet werden.

Wenn wir nun diese Scheidung der primären Darmhöhle in einen Rumpf- und einen Schwanztheil mit der Differenzirung des Mesoderms und des Nervensystems vergleichen, so treffen wir eine unzweifelhafte Analogie in beiden an. Wir haben oben pag. 512 darauf hingewiesen, dass das Rumpf- und das Schwanzmesoderm aus einer gemeinschaftlichen Anlage, nämlich aus den Mesodermplatten, entstehen, welche schon ziemlich früh in diese Theile zerfallen. Die Lage dieser beiden Mesodermabschnitte stimmt mit der der beiden Theile der primären Darmhöhle vollkommen überein. Was das Nervensystem betrifft, so ist ebenfalls die Übereinstimmung in der Differenzirung dieses Organs mit der der Darmhöhle und des Mesoderms ersichtlich: das ursprünglich gleichartig angelegte Nervenrohr des Ascidienembryos scheidet sich später in einen Rumpf- und einen Schwanztheil, wovon der erstere sich in Trichter, Sinnesblase und Rumpfmark, der letztere in das Rückenmark umbildet. Alle diese Theile sind aber ursprünglich vollkommen gleich gebaut, und ihre weitere Ausbildung muss ihrer Differenzirung zugerechnet werden.

Die Zusammensetzung des Körpers der Ascidienlarven wird von den Forschern in verschiedener Weise aufgefasst. Von den neuesten Embryologen, die sich mit der Ontogenese der Ascidien beschäftigt haben, findet Seeliger[1] bei ihnen 3 Segmente, die er als Kopf-, Rumpf- und Schwanzsegment bezeichnet. Dieser Ansicht entgegen betrachten van Beneden & Julin[2] die Ascidienlarven als segmentirte Thiere, die aus einem unsegmentirten vorderen und einem segmentirten hinteren Theile bestehen. Diese Auffassung stützt sich auf die angebliche Metamerie des Schwanzes der Ascidienlarven, welche aus der Existenz der paarigen, vom Rückenmarke ausgehenden Nerven und aus der Vertheilung der Muskeln im Schwanze erschlossen wurde. Die Nerven im Schwanze der Appendicularien kennt

[1] Entwicklungsgeschichte (s. oben pag. 508 pag. 1) pag. 119.

[2] Recherches etc. (s. oben pag. 496 Anm. 1) pag. 392—401.

man seit Huxley[1]; sie sind später eingehend und, wie es scheint, ganz correct von Leuckart[2] beschrieben worden, der gefunden hat, dass sie »bald isolirt, bald paarweise, im letzteren Falle aus einer kleinen Verdickung, die einer Ganglienanschwellung nicht unähnlich sieht, austreten«. Weiter wurden sie von Gegenbaur[3] und Kowalewsky[4] aufgefunden und schließlich von Langerhans[5] genau beschrieben. Letzterer unterscheidet im Schwanze 10 Segmente; jedes davon entspricht einem Paar motorischer Spinalnerven, welche keine Ganglien haben, während die sensiblen Äste, welche mit Ganglien in Verbindung stehen, ganz unregelmäßig vertheilt sind. Gegen diese Auffassung der Metamerie tritt jüngst Seeliger[6] auf, welcher behauptet, dass 1) die motorischen Fasern direct aus einer Ganglienzelle entspringen, 2) das »Muskelsegment« jederseits nur von 1 Muskelzelle dargestellt wird, und 3) Zahl und Vertheilung der Ganglien von jenen »Segmenten« völlig unabhängig und variabel sind.

Durch diese Angaben darf man kaum den metameren Bau des Schwanzes der Appendicularien als bewiesen betrachten. Noch weniger günstig für die Auffassung der Metamerie ist die Entwicklung der Schwanzmuskeln, wie sie aus den übereinstimmenden Angaben von Kowalewsky und Seeliger hervorgeht. Die Zellen der Schwanzmuskelplatten nehmen bekanntlich schon ziemlich früh die Gestalt von seckseckigen Platten an; diese Form ist aller Wahrscheinlichkeit nach von ihrem gegenseitigen Druck bedingt: die Zellen schließen sich nämlich dicht einander an[7]. Sie behalten diese Form auch dann noch bei, wenn ihr Inhalt in Muskelfibrillen zerfällt. Bei solcher Anordnung ist die Bestimmung der Grenze zwischen den Metameren beinahe unmöglich; auf die Metamerie der Schwanzmuskeln könnte man freilich nach der Zahl der in jedem Muskelband

[1] Th. H. Huxley, Remarks upon *Appendicularia* and *Doliolum* etc. in: Phil. Trans. 1851 pag. 595 ff.

[2] Untersuchungen (s. oben pag. 573 Anm. 2) pag. 85.

[3] Bemerkungen (s. oben pag. 573 Anm. 3) pag. 406.

[4] Entwicklungsgeschichte etc. (s. oben pag. 495 Anm. 1) pag. 13.

[5] P. Langerhans, Zur Anatomie der Appendicularien. in: Monatsber. Akad. Berlin f. 1877, 1878 pag. 561 ff.; über Madeiras Appendicularien. in: Zeit. Wiss. Z. 34. Bd. 1880 pag. 144 ff. (pag. 145).

[6] O. Seeliger, Die Bedeutung der »Segmentation« des Ruderschwanzes der Appendicularien. in: Z. Anzeiger 17. Jahrg. 1894 pag. 162 ff.

[7] Vergl. Seeliger (Entwicklungsgeschichte etc., s. oben pag. 508 Anm. 1) Fig. 34, 35 und Kowalewsky (Weitere Studien etc., s. oben pag. 495 Anm. 1) Fig. 25, 29.

vorhandenen Muskelzellen schließen, und wenn diese Zahl für alle Ascidienlarven beständig wäre, so hätte man wenigstens darin einen Hinweis auf die Wahrscheinlichkeit der Metamerie des Schwanzes gefunden. Man könnte dann wenigstens sagen, nach der Anordnung der Muskelzellen sei es wahrscheinlich, dass der Schwanz der Ascidienlarven aus einer bestimmten Zahl metamerer Zellen bestehe, und es wäre auch möglich, diese Zellen auf die Metameren anderer Chordaten zurückzuführen. Eine solche Beständigkeit in der Zahl der Muskelzellen ist aber meines Wissens nicht festgestellt worden. Die von KUPFFER[1] entdeckten paarigen gangliösen Anschwellungen im Schwanze der Larve von *Ascidia mentula*, worauf man sich bei dem Beweise der Metamerie des Schwanzes gewöhnlich stützt, sind nur im vorderen Theile des Schwanzes zu 3 Paaren vorhanden und geben desswegen keinen festen Grund für die Auffassung der metameren Zusammensetzung des Schwanzes ab.

Aus den angeführten Untersuchungen über die Vertheilung der Muskeln und Nerven im Schwanze der Appendicularien und Ascidienlarven darf man jedenfalls den Schluss ziehen, dass weder bei den Appendicularien, noch bei den Ascidienlarven die metamere Anordnung der Schwanzorgane nachgewiesen ist. Daraus folgt aber nicht, dass sie bei den Vorfahren der Tunicaten nicht existirt habe. Im Gegentheil, die nahe Verwandtschaft der Ascidienlarven mit *Amphioxus* spricht zu Gunsten ihrer gemeinschaftlichen Abstammung, und da *Amphioxus* ein metameres Wesen ist, so stammen sehr wahrscheinlich auch die Tunicaten von metameren Vorfahren ab. Wir gerathen da in das dunkle Gebiet der Phylogenie der Chordaten, die bis jetzt auf lauter Hypothesen beruht. Die Hypothesen führen aber schließlich doch zur Wahrheit, und desswegen will ich die über die Phylogenie der Chordaten hier noch einmal betrachten und meine eigenen Speculationen daran knüpfen.

Alle Hypothesen, welche die Phylogenie der Chordaten aufzuklären sich bestreben, lassen sich in 2 Gruppen scheiden. Die eine führt die Chordaten auf einen unsegmentirten Vorfahren zurück (BALFOUR, HUBRECHT, BATESON), die andere nimmt als Urform ein segmentirtes Wesen an (DOHRN, SEMPER). Nach jener Ansicht erwarben die Chordaten die Segmentation ihres Leibes nach der Abtrennung von ihrer Stammform, nach der zweiten haben sie sie bereits von ihrer Stammform erhalten. Letztere Meinung wurde früher

[1] Zur Entwicklung etc. (s. oben pag. 495 Anm. 2) pag. 393.

als die andere ausgesprochen, und zwar desswegen, weil man natürlich zuerst auf die Übereinstimmung des metameren Baues des Vertebratenkörpers mit dem der anderen segmentirten Thiere geachtet hat. Dohrn[1] und Semper[2] haben auf die Verwandtschaft der Wirbelthiere mit den Anneliden hingewiesen; sie fanden eine gute Stütze dafür in den Untersuchungen von Kowalewsky[3] über die Entwicklung der Würmer und Arthropoden, wo zum ersten Mal mit aller erwünschten Genauigkeit eine gewisse Übereinstimmung in den ontogenetischen Vorgängen bei den Anneliden und den Wirbelthieren, und zwar was namentlich die Entwicklung des Nervensystems, der Körpersegmentirung und der Entwicklung der Cölomhöhlen angeht, aus einander gesetzt wurde. Gegenüber dieser Hypothese hat Balfour[4] die Ansicht ausgesprochen, die Wirbelthiere seien von solchen segmentirten Thieren abzuleiten, welche aus demselben unsegmentirten Typus wie die Anneliden entstanden seien, aber ein nach dem Typus der Nemertinen gebautes Nervensystem gehabt haben müssten. Durch die Vereinigung der beiden Seitennerven der Nemertinen auf der Rückenseite wollte Balfour die dorsale Lage des Nervensystems der Wirbelthiere erklären und die Ableitung des Wirbelthiermarkes von den Seitennerven der Nemertinen beweisen. Balfour's Ansicht von der Verwandtschaft der Wirbelthiere mit den Nemertinen wurde dann von Hubrecht[5] weiter ausgeführt, welcher den Versuch gemacht hat, die Chorda von der Rüsselscheide, die Hypophysis vom Rüssel und die Kiemenspalten von den Seitengruben abzuleiten. Die weiteren embryologischen Untersuchungen über die Nemertinen haben aber die Unzulässigkeit solcher Homologien zur Genüge bewiesen. In der neuesten Zeit hat Bateson[6] die Verwandtschaft der Enteropneusten mit den Chordaten hervorgehoben und die Ansicht ausge-

---

[1] A. Dohrn, Der Ursprung der Wirbelthiere und das Princip des Functionswechsels. Leipzig 1875.

[2] C. Semper, Die Stammesverwandtschaft der Wirbelthiere und Wirbellosen. in: Arb. Z. Inst. Würzburg 2. Bd. 1875 pag. 25 ff.

[3] A. Kowalewsky, Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. in: Mém. Acad. Pétersbourg Tome 16 1871.

[4] F. Balfour, A Monograph on the Development of Elasmobranch Fishes. London 1878 pag. 171; auch: Treatise on comparative Embryology in: Memor. Edit. Vol. 3 pag. 311.

[5] A. A. W. Hubrecht, The Relation of the Nemertea to the Vertebrata. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 27 1887 pag. 605 ff.

[6] W. Bateson, The Ancestry of the Chordata. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 26 1886 pag. 535 ff.

sprochen, dass die Chordaten aus einer unsegmentirten Form entstanden sein müssen. Er stützt sich dabei auf den unsegmentirten Charakter der Chorda und schließt daraus auf unsegmentirte Vorfahren der Chordaten.

Alle erwähnten Hypothesen, wie zutreffend sie auch sein könnten, haben doch die Phylogenese der Hauptorgane, durch welche sich der Chordatenstamm von den Wirbellosen unterscheidet, nämlich der Chorda und der Kiemenspalten, nicht weiter zu erklären versucht. Desswegen bleibt die Kluft zwischen den Chordaten und den übrigen achordaten Stämmen des Thierreichs in derselben Weise unüberbrückt, wie sie es früher war. Es hat aber nicht an Versuchen gefehlt, die Urformen dieser Organe bei den chordalosen Thieren aufzufinden, und hier will ich diese näher betrachten, um dann meine eigene Ansicht darüber aus einander zu setzen. Fangen wir mit der Chorda an!

Durch den Nachweis, dass die Chorda bei den Vertebraten als eine Ausstülpung der primären Darmhöhle entsteht, wurden unsere Kenntnisse von der Morphologie und theilweise auch von der Phylogenese dieses Organs bedeutend gefördert. Die Chorda stellt nichts Anderes als eine dorsale Ausstülpung der primären Darmhöhle dar. Aus der Entwicklung dieses Organs kann man auch sein Verhalten zu den anderen Abschnitten des Darmes ziemlich genau bestimmen, und das macht schon einen bedeutenden Fortschritt aus, welcher den Grund für die weitere Vergleichung der Chorda mit den verschiedenen Darmbildungen der chordalosen Thiere darbietet. Der Darm der Wirbellosen, besonders der zu den Chordaten in engster Beziehung stehenden Anneliden, zeigt die mannigfaltigsten Ausstülpungen, die entweder paarweise und metamer liegen oder dorsal in den Darm mündende Rohre sind. Zu den ersten gehören die Seitentaschen des Darmes, welche man bei manchen Chätopoden und *Hirudo* kennt; zu den zweiten gehört der sogenannte Nebendarm, welcher bei einigen Chätopoden als ein Rohr auftritt, das vorn und hinten in den Hauptdarm mündet. Die dorsale Lage dieses Organs und seine Beziehungen zum Hauptdarm haben Eisig[1] als Grund dafür gedient, es als ein Homologon der Chorda aufzufassen. Er meint nämlich, der Nebendarm habe seine ursprüngliche respiratorische Function aufgegeben und die Nebenfunction als Stützorgan weiter entwickelt. Zur Begründung dieser Ansicht fehlt uns aber offenbar die Kenntnis

[1] H. Eisig, Monographie der Capitelliden etc. in: Fauna Flora Golf. Neapel 16. Monographie 1887 pag. 443—449.

von seiner Entwicklung, worauf man bei der Beurtheilung der Verwandtschaft der Organe ein großes Gewicht legen muss. Wäre durch die Ontogenese der Capitelliden eine Übereinstimmung in der Anlage ihres Nebendarmes mit der der Chorda bewiesen, so könnte man diese für einen Beweis der verwandtschaftlichen Beziehungen beider Organe halten. Dies ist aber nicht der Fall. Die einzigen Beobachtungen von KLEINENBERG[1], die aber auch nicht ganz sichergestellt sind, führen nämlich zu dem Schluss, dass der Nebendarm sich ganz anders als die Chorda bildet. KLEINENBERG hat bei den Larven der Capitelliden ein Divertikel gefunden, welches vom hintersten Theil des Archenterons nach vorn wächst, und worin er die Anlage des Nebendarmes vermuthet. Wenn es in der That die Anlage des Nebendarmes ist, so ist sie von der der Chorda verschieden, denn diese tritt niemals an ihren beiden Enden mit dem Darme in Verbindung, was ja für den Nebendarm charakteristisch ist.

In der letzten Zeit hat LWOFF[2] ein Organ im Annelidenleibe nachgewiesen, welches der Chorda homolog sein soll. Es ist nämlich ein blasiges Epithel, welches bei *Sigalion squamatum* unter der Bauchganglienkette liegt und zu den Fasern des Bauchmarkes in denselben Beziehungen steht wie die Chorda zu denen des Rückenmarkes. Er stützt sich dabei auf seine Ansicht über den ektodermalen Ursprung der Wirbelthier-Chorda[3] und auf die Ähnlichkeit, welche das blasige Gewebe mit der Chorda hat. Über die Entstehung der vermeintlichen Chorda von *Sigalion* findet man bei LWOFF keine Angaben; die von ihm hervorgehobene Homologie zwischen diesem Gewebe und dem von KLEINENBERG beschriebenen ektodermalen Bauch- und Kopfschild bei *Lopadorhynchus* ist noch fraglich, da letztere Organe nicht zwischen dem Bauchmarke und dem Darmcanal, sondern nach außen vom Bauchmark liegen, also eine Lage einnehmen, welche von der der Chorda überaus verschieden ist. Eben so wenig kann ich der Vermuthung von LWOFF über den ektodermalen Ursprung der Chorda der Ascidien beipflichten, da

---

[1] N. KLEINENBERG, Die Entstehung des Annelids aus der Larve von *Lopadorhynchus* etc. in: Zeit. Wiss. Z. 44. Bd. 1886 pag. 1 ff.

[2] B. LWOFF, Über den Zusammenhang von Markrohr und Chorda etc. in: Zeit. Wiss. Z. 56. Bd. 1893 pag. 299 ff.

[3] B. LWOFF, Über einige wichtige Punkte in der Entwicklung des *Amphioxus*. in: Biol. Centralbl. 12. Bd. 1892 pag. 729 ff. Über die Keimblätterbildung bei den Wirbelthieren. in: Biol. Centralbl. 13. Bd. 1893 pag. 40 ff. u. 76 ff.

ihre entodermale Entstehung bei den Ascidien deutlicher als irgendwo bewiesen werden kann.

Die Chorda der Ascidien und der Wirbelthiere ist ihrem Ursprung nach ein Theil der primären Darmhöhle, und zwar stellt sie, wie aus den übereinstimmenden oben angeführten Angaben hervorgeht, eine von vorn nach hinten wachsende Ausstülpung der Darmhöhle dar. Dies bleibt sie auch bei den socialen und wahrscheinlich bei den einfachen Ascidien, indem sie bei *Clavelina* nach B. & J. (pag. 381 ff.) in den jüngeren Stadien ihre Höhle beibehält und sich nach Art der übrigen Chordaten von der primären Darmhöhle abschnürt. Für die Beurtheilung ihrer Homologie mit den ähnlichen Ausstülpungen der Darmhöhle, welche wir bei den chordalosen Thieren antreffen, ist ihre Lagerung zum Schwanzentoderm resp. zum Schwanzdarm besonders wichtig. Dabei müssen wir hauptsächlich die oben pag. 605 ff hervorgehobenen wichtigsten Punkte aus der Entwicklungsgeschichte der Chorda berücksichtigen. Für die Erläuterung der Hauptvorgänge der Chordabildung sei hier auf die Textfiguren 5 B und C verwiesen. Fig. 5 B ist eine schematische Profilansicht des Embryos, hauptsächlich der primären Darmhöhle mit ihren Annexen (der Chorda und dem Schwanzdarme) vor der Abtrennung, Fig. 5 C hingegen nach der Abtrennung der letzteren (*Vd* [*Ks*], *Ch*, *Hd* [*Schd*]).

Wollen wir die Ergebnisse der ontogenetischen Forschung auf den phylogenetischen Boden übertragen und die Wahrscheinlichkeit der Abstammung der Chorda näher präcisiren, so müssen wir annehmen, dass die Chorda auch phylogenetisch aus den Blindsäcken des Darmcanals entstanden ist. Wird diese Ansicht als richtig angenommen, so ist es schon ziemlich leicht, die Urformen der Chorda bei den Anneliden und manchen anderen Würmern aufzufinden. Seitliche Blindschläuche des Darmcanals sind bei den Anneliden und den Turbellarien keine Seltenheit. In den meisten Fällen sind diese Organe paarig und metamer angeordnet. Ihre Länge und Form ist verschieden. Bei einigen Würmern, z. B. beim Blutegel nehmen die blinden Darmaussackungen von vorn nach hinten an Größe zu, und die hintersten übertreffen an Länge alle übrigen. Sie liegen zu beiden Seiten des Hinterdarmes und sind (Textfigur 5 A, *Dsk'*) etwas neural- oder bauchwärts abgelenkt. Ich habe den Blutegel für die Erläuterung meiner Ansicht über die Entstehung der Chorda desswegen gewählt, weil der Bau seines Darmcanals am besten dazu passt. Um die Beziehungen seiner Darmschläuche zur Chorda der

Ascidienembryonen deutlicher vorzustellen, habe ich alle drei Textfiguren in ziemlich entsprechender Lage gezeichnet. Der Längsschnitt des Blutegels (Fig. 5 A) so wie die beiden schematischen Längsschnitte der Ascidienembryonen sind mit ihrer neuralen Seite links gewendet. Der Darmcanal mit seinen Annexen ist schraffirt gezeichnet. Die Beziehungen der Blindschläuche (*Dsk'*) zur Anlage der Chorda (*Ch*) treten aus den Abbildungen so deutlich hervor,

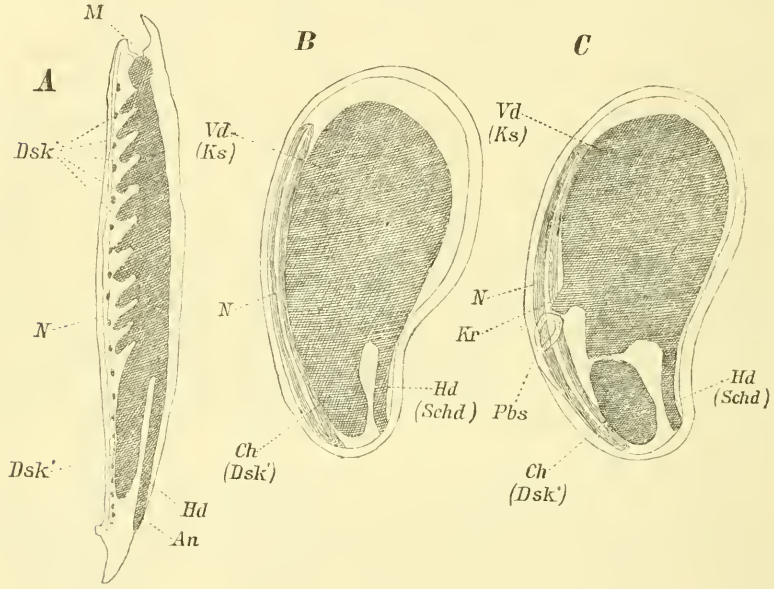


Fig. 5. Schematische Profilansichten: A eines Blutegels (nach R. Leuckart's Parasitenwerk 2. Aufl. Fig. 232, pag. 536), B und C zweier Entwicklungsstadien eines Ascidienembryos, nämlich vor und nach der Abtrennung der Chorda und des Schwanzdarmes. *M* Mund; *An* After; *N* Nervensystem; *Dsk* Darmaussackungen; *Dsk'* ihr hinterstes Paar; *Ch* (*Dsk'*) Chorda; *Vd* (*Ks*) Kiemensack (Vorderdarm) der Ascidienembryonen; *Kr* Kiemenrohr; *Pbs* Peribranchialsack; *Hd* Hinterdarm; *Hd* (*Schd*) Schwanzdarm.

dass ich den Vergleich im Einzelnen umgehen kann. Der aus den Blindschläuchen und einem centralen Theil bestehende Darm des Blutegels entspricht mit Ausnahme der hinteren Blindschläuche dem vorderen Theil der Darmhöhle des Ascidienembryos. Die hinteren Darmschläuche des Blutegels haben dieselbe Stellung und stehen in denselben Beziehungen zur Darmhöhle, wie die Chorda des Ascidienembryos, obwohl sie nicht in derselben Weise, wie letztere der neuralen Seite zugewandt sind. Der Hinterdarm entspricht seiner Lage

nach dem Schwanzdarm des Ascidienembryos und steht zum Hauptdarm und zu den hinteren Blindschläuchen in derselben Beziehung, wie der Schwanzdarm zur Chorda und zum Rumpftheile der Darmhöhle des Ascidienembryos: in beiden Fällen liegt er auf der hämalen Seite. Obwohl ich hier für die Erläuterung meiner Ansicht den Blutegel angeführt habe, so will ich bemerken, dass ich damit gar nicht den genetischen Zusammenhang der Chordaten mit den Hirudineen hervorheben wollte. Der Blutegel ist hier nur als ein Repräsentant der Würmer angeführt, welche Darmblindsäcke haben; unter ihnen bietet er aber einen Bau des Darmcanals dar, welcher meine Ansicht über den Ursprung der Chorda von den Darmblindschläuchen am deutlichsten erläutern kann.

Ich kann die Besprechung der Chorda nicht beenden, ohne den Unterschied in der Ausbildung der vor den Blindschläuchen resp. der Chorda gelegenen Darmabtheilung des Blutegels einerseits und der Ascidienembryonen andererseits näher aufzuklären. Wenn die Chorda aus den hinteren Blindschläuchen des Darmes entsteht, so fragt es sich: wo sind die übrigen, vor der Chordaanlage liegenden Darmschläuche bei den Ascidienembryonen geblieben? Der Kiemensack der Ascidienembryonen, welcher nach der Textfigur 5 der großen vorderen Abtheilung des Darmcanals des Blutegels entsprechen soll, hat keine Ausstülpungen. Man könnte vermuthen, die Darmausstülpungen bei den Ascidien seien verschwunden, und als Grund dazu möchte die so große Variabilität des Darmcanals in Bezug auf die Darmsäcke angeführt werden. Es ist aber sehr möglich, dass die Darmsäcke auch in der Ontogenese der Ascidien viel häufiger vorkommen, als bis jetzt angenommen wird. Es bilden sich nämlich in der Ontogenese der Ascidien mehrere paarige und wahrscheinlich metamere Aussackungen der Darmhöhle (die Procardialrohre, der Magen- resp. Darmschlauch der Didemniden und Diplosomiden, die Kiemenrohre), deren Verbreitung im Ascidienstamme bisher nur sehr ungenügend bekannt ist, und die doch die Überreste von Darmschläuchen sein könnten. Wir kennen bis jetzt die Ontogenese nur von 4 oder 5 Arten Ascidien, und doch genügt diese geringe Zahl schon zum Beweise, dass die Organogenese bei den einzelnen Species sehr verschieden ist. Die vergleichend-embryologischen Untersuchungen an einer größeren Zahl von Repräsentanten dieses Thierstammes werden sowohl diese Abweichungen als auch die Natur der bis jetzt räthselhaften Organe, wie die eben genannten, erklären.

Einstweilen will ich aber von der Äußerung meiner Ansicht über die Metamerie des Rumpfdarmes Abstand nehmen.

Gehen wir nun zur 2. Kategorie der für die Chordaten charakteristischen Organe, zu den Kiemenspalten, über! Aus der Entwicklung der Kiemenspalten der Wirbelthiere ergiebt sich unzweifelhaft, dass sie von den paarigen und metameren Ausstülpungen des Vorderdarmes entspringen. Diesen Darmausstülpungen entsprechen dann die Einstülpungen des Ektoderms, welche mit jenen verwachsen und in ihre Höhle durchbrechen. Durch das Verwachsen der entodermalen und ektodermalen Theile der Kiemenanlagen mündet die Pharyngealhöhle durch eine Reihe Öffnungen aus, welche man als Kiemenspalten zu bezeichnen pflegt. Jede entsteht also aus einer entodermalen und einer ektodermalen Anlage. Die erstere von beiden findet, da sie als eine Darmaussackung auftritt, wohl ihr Homologon in den Darmblindsäcken verschiedener Anneliden, die wir bei der Betrachtung der Chorda berücksichtigt haben. Hätte man nur bei einer von den Anneliden die Mündung der Blindsäcke nach außen gefunden, so würde die Frage nach dem Ursprung der Kiemenspalten der Vorfahren der Wirbelthiere in positiver Weise entschieden sein. Man trifft aber keine einzige Annelide, wo die Darmblindsäcke nach außen mündeten, obwohl die respiratorische Funktion des Annelidendarmes durch mehrere Beobachtungen festgestellt worden ist.

Es sind aber außerhalb des Annelidenstammes Vorrichtungen bekannt geworden, welche jedenfalls beweisen, dass die Ausmündung der Darmsäcke nicht nur auf den Typus der Chordaten beschränkt ist. Ich meine eben das merkwürdige Verhalten, welches im Darme einiger Turbellarien von A. Lang[1] entdeckt und sehr eingehend beschrieben wurde: bei *Yungia* und *Cycloporus* münden die Darmäste nach außen. Das meiste Interesse bietet in dieser Beziehung *Cycloporus* dar, wo die Darmpori am Rande des Körpers stehen, und jeder Darmast mit einer Endblase in Verbindung ist, durch welche er nach außen mündet. Obwohl die Entwicklung der Endblasen nicht bekannt ist, so bietet schon ihr anatomisches Verhalten zu den Darmästen eine große Ähnlichkeit mit dem, was oben über den Ursprung der Kiemenspalten der Wirbelthiere aus einander gesetzt wurde. Jeder der metameren Darmpori ist aus der Vereinigung eines Darmäst-

[1] A. Lang, Die Polycladen (Seeplanarien) etc. in: Fauna Flora Golf. Neapel 11. Monographie 1884 pag. 157 ff.

chens und einer Endblase entstanden, und wäre es bewiesen, dass die Endblasen aus Ektodermeinstülpungen ihren Ursprung nehmen, so könnte man in diesen Einrichtungen bei *Cycloporus* mit vollem Rechte Homologa mit den Kiemenspalten der Wirbelthiere erblicken. Diese Entstehungsweise ist aber von vorn herein sehr wahrscheinlich, da der histologische Bau der Endblasen sich von dem der Darmäste als verschieden erweist. Auch sonst ist es sehr wahrscheinlich, dass die Function der Darmpori in einer gewissen Beziehung zur Respiration steht. Lang hat sich nämlich durch directe Beobachtung am lebenden *Cycloporus* von dem Ausstoßen von Flüssigkeit überzeugt. Graff und Lang, die besten Kenner der Turbellarien, legen überhaupt dem Darmcanal der Turbellarien eine respiratorische Rolle bei. Lang meint aber, dass besonders der Hauptdarm an der Athmung betheiligt sei (pag. 162). Er stützt sich dabei auf seine Beobachtungen an Pseudoceriden, wo nach dem Ausspritzen der Flüssigkeit mit den Nahrungsresten durch den Mund »der Hauptdarm sich prall anfüllte, also offenbar sich wieder mit Seewasser voll pumpte«. Wenn wir diese Beobachtung mit dem oben erwähnten Ausstoßen der Flüssigkeit durch die Darmpori zusammenstellen, so tritt uns die Wahrscheinlichkeit entgegen, dass die Darmpori jedenfalls nicht zur Defäcation, sondern zum Ausstoßen des verbrauchten Wassers und der Producte des Stoffwechsels bestimmt sind. Die anatomischen Beziehungen der Darmäste zu den Endblasen und Darmpori bieten jedenfalls mit denen der Kiemenspalten der Chordaten so viele Ähnlichkeit dar, dass man keine ernsthaften Gründe gegen die Auffassung finden kann, dass die Darmäste von *Cycloporus* dem Urtypus der Kiemenspalten der Chordaten sehr nahe stehen.

Wollen wir nun auf Grund der eben erörterten Folgerungen über die Chorda und die Kiemenspalten uns von der Urform der Chordaten — dem Prochordaten — eine allgemeine Vorstellung machen, so müssen wir ihm folgende charakteristische Züge zuschreiben:

1. Der Prochordat muss ein wurmförmiges Thier gewesen sein, welches einen geraden Darm mit paarigen und metameren Aussackungen und terminalem After besaß. Sein Nervensystem war strangförmig.

2. Die Umbildung dieser Urform, welche noch keine Kennzeichen der Chordaten hatte, in einen Chordaten wurde durch 2 Momente vermittelt: 1) durch das Durchbrechen der vorderen Darmsäcke

nach außen und ihre Verwandlung in Kiemensäcke; 2) durch das Verwachsen der hinteren Darmsäcke und ihre Umwandlung in ein strangförmiges Stützorgan, aus dem sich die Chorda herausgebildet hat.

3. Ob diese Urform eine mesodermale Metamerie und ein aus den Entodermdivertikeln entstandenes Cölom besaß, darüber giebt uns die Ontogenese der Tunicaten keine sichere Auskunft. Trotzdem die Tunicaten keine mesodermalen Somite in ihrem Körper zeigen, ist es sehr wahrscheinlich, dass sie von Vorfahren mit mesodermalen Somiten abstammen, und dass diese sich aus Entodermdivertikeln entwickelt haben. Dafür spricht die unzweifelhafte Verwandtschaft der Tunicaten mit den Cephalochorden und Vertebraten.

7. Die Bildung des Cellulosemantels und die Betheiligung der Kalymmocyten daran.

Wir kommen zu der am meisten streitigen Frage in der Morphologie der Tunicaten, nämlich zur Frage nach der Entwicklung und Bedeutung des Cellulosemantels. Der Mantel hat schon früh durch seinen Bau und seine chemische Zusammensetzung die Aufmerksamkeit der Gelehrten auf sich gelenkt. Die ersten Angaben über seine Entwicklung haben gezeigt, dass er auch in dieser Beziehung nicht minder eigenthümlich als in seinem Bau erscheint. Kowalewsky[1] war nämlich der Erste, welcher dem Mantel eine Entstehung aus den unbefruchteten Elementen, den »Testazellen«, die ich als Kalymmocyten bezeichne, zuschrieb. Von dieser Meinung hat er sich aber selbst abgewandt, nachdem O. Hertwig[2] durch seine Beobachtungen an den Embryonen von *Phallusia* die Unabhängigkeit der Mantelbildung von den Testazellen nachgewiesen hatte. Seit den Untersuchungen von Hertwig hat sich, obwohl sie nur eine einzige Ascidienart betreffen, die Ansicht eingebürgert, dass der Mantel ein Product der Ektodermzellen sei und zur Kategorie der Cuticularbildungen gehöre. Erst in der letzten Zeit ist diese Ansicht in eine neue

[1] Entwicklungsgeschichte etc. (s. oben pag. 495 Anm. 1).

[2] O. Hertwig, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung des Cellulose-Mantels der Tunicaten. in: Jena. Zeit. Naturw. 7. Bd. 1873 pag. 46ff.

Phase eingetreten, nachdem Kowalewsky gezeigt hat, dass die Zellen des Mantels nicht dem Ektoderm entstammen, sondern eingewanderte Mesenchymzellen sind. Hiernach wäre der Mantel ein complicirtes Gebilde, welches aus 2 ihrem Ursprung nach verschiedenen Theilen besteht: 1) aus einer Ektodermausscheidung, welche die Grundsubstanz des Mantels bildet, und 2) aus den darin eingewanderten Mesenchymzellen, welche die zelligen Elemente liefern. Die Angaben von Kowalewsky[1] sind neuerdings durch die sehr genauen Beobachtungen von Seeliger[2] bestätigt worden, welcher auch gezeigt hat, dass in einem Falle, nämlich bei den Appendicularien, die zelligen Elemente des Mantels nicht aus dem Mesenchym, sondern aus dem Ektoderm entstehen. Ich habe oben pag. 573 diese Erscheinung durch den Mangel der Mesenchymzellen bei den Appendicularien (wenigstens bei *Oikopleura*, welche von Seeliger untersucht wurde) zu erklären versucht. Es ergiebt sich schon aus den eben angeführten Untersuchungen, dass der Mantel seiner Entstehung nach ein sehr complicirtes Organ ist, bei dessen Bildung nicht nur das Ektoderm, sondern auch das Mesoderm thätig ist.

Meine eigenen Untersuchungen an den Embryonen von *Distaplia magnilarva*[3] haben mich von der Richtigkeit der ersten Angaben von Kowalewsky über die Entstehung des Mantels aus den Kalymmocyten überzeugt. Ich habe nämlich bei den Embryonen den allmählichen Übergang der Kalymmocyten in die Cellulosewaben beobachtet. Nachdem diese gebildet sind, wandern die Mesenchymzellen in den fertigen Mantel ein und vermehren so die Zahl der zelligen Elemente. In meinen weiteren Untersuchungen über die Entwicklung der Synascidien stieß ich bei *Diplosoma* auf eine andere Species, welche ebenfalls einen Mantel kalymmocytären Ursprungs besitzt. Obwohl die Mäntel bei *Distaplia* und *Diplosoma* die gleiche Entstehung zeigen, so bieten sie doch in ihrer Entwicklung nicht unbedeutende Unterschiede dar. Diese äußern sich 1) darin, dass bei *Distaplia* die Mesenchymzellen schon während der Embryogenese in den Mantel einwandern, bei *Diplosoma* hingegen der Mantel embryonal ausschließlich aus den Kalymmocyten hervorgeht, und die Mesenchymzellen, wenn sie in dem fertigen Mantel auftreten, dies

[1] Einige Beiträge etc. (s. oben pag. 549 Anm. 3).

[2] Einige Beobachtungen etc. (s. oben pag. 573 Anm. 5).

[3] W. Salensky, Über die Thätigkeit der Kalymmocyten (Testazellen) bei der Entwicklung einiger Synascidien. in: Festschr. Leuckart Leipzig 1892 pag. 109ff.

erst in der postembryonalen Periode thun; 2) darin, dass bei *Distaplia* der Mantel centrifugal wächst, d. h. die neuen Schichten sich immer auf der Oberfläche der alten bilden, indem sich neue Kalymmocyten an die schon gebildeten Waben anschließen, und die neuen Waben natürlich nach außen von den alten liegen werden, während dies bei *Diplosoma* nicht der Fall ist. Hier liegen nämlich die zur Bildung des Mantels fertigen Kalymmocyten in 2 lateralen Kalymmocytenplatten, es existirt also eine besondere Anlage für den Mantel, die eine Art Gewebe darstellt, und in der die Zellen sich zu Waben umwandeln. Dieser Process geschieht aber nicht so regelmäßig wie bei *Distaplia*, und namentlich tritt nicht in den tiefsten Schichten der Anlage die Umwandlung in Waben zuerst auf. Im Gegentheil, die Entwicklung der Waben aus den Kalymmocyten kommt zuerst in den äußersten Schichten der Anlage zum Vorschein und geht dann in die tieferen über. In Folge davon bleiben im Mantel der Embryonen von *Diplosoma* Nester von noch nicht umgewandelten Kalymmocyten zurück, die als Material für das Wachsthum des Mantels dienen. Die Umwandlung der intact gebliebenen Kalymmocyten führt nicht nur zur Dickenzunahme des Mantels, sondern auch zur Ausbreitung desselben auf der Oberfläche des Embryos, was eben bei der Kleinheit der Kalymmocytenplatten, welche lange nicht den ganzen Embryonalleib umfassen, sehr zweckmäßig erscheint.

Die Bildung des Mantels bei *Didemnum* zeigt noch wesentlichere Unterschiede von den eben besprochenen beiden Fällen. Hier bildet sich die Grundsubstanz des Mantels sehr früh: sie tritt bereits in dem ungefurchten Ei als gallertige Hülle (»Eigallerte«) auf. Diese schließt die Kalymmocyten ein, welche dann aus ihr heraustreten und sich an ihrer Oberfläche weiter verwandeln. Die Verwandlung äußert sich genau wie bei *Diplosoma* und *Distaplia*, nämlich in der Vacuolisirung der Kalymmocyten, wodurch ihr Protoplasma an die Peripherie der so entstandenen Wabe vorgedrängt wird. In dieser ersten Periode unterscheidet sich also die Bildung des Mantels von *Didemnum* durch das frühe Erscheinen der Grundsubstanz und das Heraustreten der Kalymmocyten auf ihre Oberfläche von der der anderen Ascidien (*Diplosoma* und *Distaplia*). Die Vorgänge, die sich weiter abspielen und die 2. Periode des Mantels von *Didemnum* charakterisiren, sind von eigenthümlicher Art und stimmen mit dem, was bei jenen Ascidien vor sich geht, nicht überein. Sie bestehen nämlich in der Bildung der Faserschicht des Mantels, welche bei den übrigen Ascidien überhaupt fehlt. Bei der Bildung der Faser-

schicht sind ausschließlich die Ektodermzellen betheiligt. Sie schicken zunächst faserförmige Fortsätze in die Grundsubstanz und treten dann selbst hinein: eigentlich bietet dieser Process nichts Außergewöhnliches dar, da wir auch bei anderen Ascidien, z. B. bei der Appendicularie, das Auswandern von Ektodermzellen in die Cellulosesubstanz aus den Angaben von Seeliger kennen. Etwas eigenthümlich ist es aber jedenfalls, dass bei einander so nahe stehenden Formen, wie *Didemnum* und *Diplosoma*, der Mantel so bedeutende Abweichungen nicht nur in seiner Entwicklung, sondern auch in seinem Bau zeigt. Dies beweist, dass er durchaus nicht als eine einfache Cuticularmembran aufgefasst werden darf, für die man ihn nach der Untersuchung der verhältnismäßig wenigen Tunicaten gehalten hat. Er ist im Gegentheil ein sehr complicirtes Gebilde, an dessen Entwicklung sich allerlei Elemente, die entweder als Bildungszellen der Grundsubstanz oder als eingewanderte Zellen zum Vorschein kommen, betheiligen. Dies lässt sich durch die Entwicklung beweisen, die ich an *Distaplia*, *Diplosoma* und *Didemnum* zu beobachten Gelegenheit hatte. Es ist aber sehr wahrscheinlich, dass weitere, auf eine größere Zahl von Tunicaten ausgedehnte Untersuchungen uns noch andere Modificationen in der Bildung dieses Organs kennen lehren werden.

c. Über die Fortpflanzung der Embryonen von *Diplosoma Listeri.*

Ich habe schon oben pag. 369 ff. die Ansichten verschiedener Forscher über die Bildung der Zwillingsembryonen von *Diplosoma* angeführt und daselbst hervorgehoben, dass nach der herrschenden Ansicht eins von den beiden Individuen durch die Knospung aus dem anderen entstehen soll. Die französischen Zoologen, die hauptsächlich diese Ansicht aufgestellt haben, nennen geradezu das dorsale Individuum Oozoid, das ventrale Blastozoid. Nach dieser Auffassung tritt die Bildung der Zwillingsembryonen zur Metagenesis in die innigste Beziehung. Das Oozoid könnte man als eine Ammengeneration, das Blastozoid als eine geschlechtliche Generation betrachten. Dafür müsste man natürlich den Beweis liefern, dass jenes keine Geschlechtsorgane producirt, und dass die geschlechtliche Function hauptsächlich an das Blastozoid geknüpft ist. Leider ist bis jetzt die Entwicklung der Diplosomiden nicht so weit verfolgt, dass man die Bildung der Geschlechtsorgane in der jungen, aus der Larve ent-

standenen Colonie gesehen hätte. Meine eigenen Beobachtungen beziehen sich auch nur auf die Stadien der Festsetzung der Larve, wo noch keine Geschlechtsorgane in beiden Individuen angelegt sind. Ich bin also nicht im Stande, die Frage zu entscheiden, ob beide Individuen der Larve oder nur eins die Geschlechtsreife erreichen können. Ich kann aber die Thatsache feststellen, dass beide sich durch Knospung zu vermehren vermögen. Dies allein liefert schon den Beweis dafür, dass zwischen den beiden Individuen in Bezug auf ihre weitere Vermehrungsfähigkeit kein großer Unterschied vorhanden ist, und dass beide sich zur späteren Nachkommenschaft ganz gleich verhalten, was bei der Metagenesis nicht der Fall sein könnte. Weiter muss ich hervorheben, dass die beiden Individuen der Zwillingslarve sich ziemlich gleichzeitig entwickeln, und obwohl bei ihnen nicht alle Organe gleichzeitig angelegt werden (z. B. kommen die Peribranchialsäcke des ventralen Individuums etwas später als die des dorsalen zum Vorschein), so sind beide doch in einem gewissen Stadium, lange vor ihrer Ausbildung, einander gleich gebaut. Die nicht unwesentlichen Unterschiede im Bau beider Individuen beziehen sich auf das Nervensystem und lassen sich durch die Entwicklungsgeschichte gut erklären. Das dorsale ist nämlich mit einer Sinnesblase versehen, welche dem ventralen fehlt. Das Nervensystem des ventralen bildet sich nicht unmittelbar aus dem Rückenmarksrohr, sondern wird als ein besonderes »laterales Nervenrohr« angelegt, welches ein hohles Ästchen des Rückenmarksrohres ist. Die höhere Ausbildung des Nervensystems beim dorsalen Individuum, nämlich das Auftreten der Sinnesblase und des Rumpfmarkes darin, lässt sich dadurch erklären, dass es aus dem embryonalen Nervensystem resp. aus dem Rückenmarksrohr entsteht, während das des ventralen Individuums eine Neubildung darstellt. Man könnte daraus den Schluss ziehen, dass das dorsale Individuum das 1. Ascidiozoid darstellt, welches das ventrale durch eine Art Knospung producirt, also zu der Meinung gelangen, welche zur Zeit als die herrschende betrachtet werden darf. Es ist in der That unzweifelhaft, dass das dorsale Individuum der Larve der anderen Ascidien entspricht. Am besten lässt sich dies durch den Vergleich desselben mit dem Embryo von *Didemnum* beweisen, wo die organogenetischen Processe genau in derselben Weise wie bei den Embryonen von *Distaplia* verlaufen. Der axiale Theil der primären Darmhöhle dient bei dem einen wie bei dem anderen zur Bildung des Kiemenschlauches; der Darmcanal ist in beiden Fällen als 2 Seitenschläuche angelegt; das Mesoderm

und die Chorda bilden sich im Bereiche des dorsalen Individuums genau in derselben Weise wie es bei *Didemnum* der Fall ist. Die Ähnlichkeit der Entwicklung des dorsalen Individuums von *Diplosoma* mit dem Embryo von *Didemnum* ist geradezu auffallend. Es fragt sich nun, wie verhält sich dieses dorsale Individuum zum ventralen? Entsteht dieses durch Knospung aus jenem, und hat das dorsale den Werth einer Amme, welche ähnlich wie bei *Distaplia* das ventrale producirt?

Die Antwort auf alle diese Fragen liegt in den Entwicklungsvorgängen von *Diplosoma*, die wir im 1. Theil dieses Aufsatzes genau aus einander gesetzt haben. Zum richtigen Verständnis dieser Vorgänge kann uns der Vergleich derselben mit denen von *Didemnum* verhelfen. Wir haben gesehen, dass die Erscheinungen, die unmittelbar auf die Bildung der Darmanlage (des axialen Theiles und der Seitenschläuche der primären Darmhöhle) folgen, in der Einschnürung der Seitenschläuche bestehen, wodurch jeder der letzten in einen dorsalen und einen ventralen Theil zerfällt, die als Anlagen der entsprechenden Abschnitte des Darmcanals des dorsalen und des ventralen Individuums dienen. Nur der Kiemenschlauch bildet in dieser Beziehung in so fern eine Ausnahme, als die Einschnürung, welche ebenfalls bei ihm auftritt, nur seinen ventralen Theil vom axialen Theile der primären Darmhöhle scheidet; es bildet sich also aus dem Kiemenschlauche nur der ventrale Kiemensack, während der dorsale aus dem axialen Theil der primären Darmhöhle entsteht und demnach viel früher als der ventrale angelegt ist. Später tritt die Verwachsung der entsprechenden Theile der Seitenschläuche ein. Die ventrale Abtheilung des Magenschlauches verwächst nämlich mit der gleichnamigen Abtheilung des Darmschlauches; dies geschieht auch in der dorsalen Abtheilung der entsprechenden Schläuche. Bei *Didemnum*, welches monozoische Larven producirt, verwächst der Magenschlauch auch mit dem Darmschlauch, und wenn wir die entsprechenden Stadien mit denen von *Diplosoma* vergleichen, so sehen wir sofort, dass die Verwachsung der beiden Schläuche von *Did.* der der ventralen Abtheilungen der Schläuche von *Dipl.* genau entspricht. Hätte sich bei *Dipl.* keine vorherige Einschnürung der Magen- resp. Darmschläuche gebildet, so bestände zwischen der Entwicklung dieser Ascidienart und von *Did.* eine vollständige Identität, und der Embryo von *Dipl.* wäre monozoisch, wie bei *Didemnum*.

Die Entstehung der dizoischen Larve bei *Dipl.* wird also durch

die Theilung der Seitenschläuche des zuerst monozoischen Embryos eingeleitet. Mit dem darauf folgenden Wachsthum der beiden Abtheilungen der Seitenschläuche, die als Anlagen für die Darmcanäle beider Ascidiozoiden dienen, theilt sich die Ektodermhülle durch eine Rinne in 2 buckelförmige Abtheilungen, die die beiden Ektodermhüllen der Ascidiozoiden darstellen; zugleich vertheilen sich auch die Mesenchymzellen auf die beiden Individuen. Bevor diese Theilung aber eintritt, schickt das Nervenrohr ventral einen hohlen Seitenzweig aus, und dieser ist die Anlage des Nervensystems des ventralen Individuums. Die Bildung dieses Seitenzweiges könnte vielleicht auch auf die Theilung des Nervenrohres in schiefer Richtung zurückgeführt werden. Ich will aber darauf nicht beharren, da es ohnehin ersichtlich ist, dass die Bildung der Zwillingslarve von *Dipl.* sich durch Theilung des monozoischen Embryos vollzieht. Wäre die Entwicklung von *Did.* nicht bekannt, so hätten wir keine Basis für die Vergleichung der einfachen Entwicklung der Ascidien mit der eigenthümlichen Entwicklungsart von *Dipl.* gehabt, denn die Entwicklung der anderen einfachen und socialen Ascidien bietet in Bezug auf den wichtigsten Punkt der Ontogenese manche Verschiedenheiten von der von *Dipl.* dar. In *Did.* haben wir aber eine Form, welche in der Entwicklung der wichtigsten Organe mit *Dipl.* übereinstimmt. Die Anlagen des Darmcanals sind in beiden Fällen einander vollkommen gleich, und ihre Entwicklung unterscheidet sich nur dadurch, dass bei *Did.* die ganze Anlage zur Bildung eines einzigen Darmcanals, bei *Dipl.* hingegen zur Bildung zweier Darmcanäle dient, die unzweifelhaft durch Einschnürung resp. Theilung der primären einfachen Anlage entstehen. Es ist also sicher, dass die Erzeugung der beiden Individuen von *Dipl.* gar nichts mit der Knospung zu thun hat.

Indessen giebt es einen Punkt in der Entwicklung von *Dipl.*, welcher einen Zweifel an der Richtigkeit dieser unserer Anschauung erwecken kann. Dies ist die Bildung des Kiemensackes des ventralen Individuums, auf die ich schon oben aufmerksam gemacht habe. Dieses Organ bildet sich aus dem Kiemenschlauche, welcher ja (s. oben pag. 601) dem Procardium anderer Ascidien und von *Did.* homolog ist. Wenn alle Theile des Darmapparates beider Individuen durch Theilung entstanden sein müssen, so ist es auch zu erwarten, dass aus dem Kiemenschlauche die Kiemensäcke beider Individuen entstehen. Es bildet sich aber nur ein einziger Kiemensack, und dieser gehört dem ventralen Individuum an, während das entsprechende

Organ des dorsalen aus dem axialen Darm entsteht. Wenn wir ferner daran denken, dass der Kiemenschlauch von *Dipl.* dem Procardium der Ascidien homolog ist, und dass das Procardium resp. der Theil desselben, welcher nach der Bildung der Pericardiumblase zurückbleibt, das Epicardium, bei manchen Ascidien ein Proliferationsorgan bildet, so könnte die Vermuthung nahe liegen, dass, wenn auch nicht das ganze ventrale Individuum, so doch wenigstens ein Theil, nämlich der Kiemensack, durch Knospung des dorsalen Individuums entstünde. Gegen eine solche Auffassung muss man aber bemerken, dass der Kiemensack des dorsalen Individuums viel früher, als die übrigen Organe des Kiemendarmapparates angelegt wird; geschähe dies nicht, so könnte er sich aus dem proximalen Theile des Kiemenschlauches bilden. Es verwandelt sich der entsprechende Theil des Kiemensackes in ein Verbindungsrohr zwischen den beiden Kiemensäcken. Weiter muss ich bemerken, dass es überhaupt schwer anzunehmen ist, dass bei einem und demselben Organismus ein Körpertheil durch Knospung, der andere durch Theilung entstanden wäre, obwohl die Diplosomiden und Didemniden in dieser Beziehung eine besondere Stellung einnehmen, indem bei ihnen der Kiemensack bei der Knospung aus einer von den übrigen Eingeweiden gesonderten Anlage entsteht. Endlich muss ich hervorheben, dass das dorsale Individuum gerade in derselben Weise wie das ventrale sich durch Knospung vermehrt. Die Knospen kommen bei ihm am Ende der embryonalen Entwicklung, gleichzeitig mit denen des ventralen zum Vorschein und gehören zum Typus der ösophagealen Knospen. Es wäre desswegen schwer, anzunehmen, dass das dorsale zu verschiedenen Zeiten seines Lebens zweierlei Knospen triebe, die verschiedenen Typen angehörten. Wir finden in der abweichenden Entwicklung der Kiemensäcke noch keine wesentlichen Gründe zu einer solchen Annahme.

Nach dieser Discussion der Frage kommen wir zum Schluss, dass die Entwicklung der dizoischen Larve von *Diplosoma* durch Theilung des monozoischen Embryos geschieht. Diese Theilung zeichnet sich aber vor allen Theilungsarten, die wir bei den Thieren antreffen, durch ihre Richtung aus. Bei den Thieren, die sich durch Theilung vermehren, geschieht dies entweder in der Quer- oder in der Sagittalrichtung. Die Tochterindividuen bekommen jedes für sich ungefähr eine Hälfte der Organe. Bei *Diplosoma* geht die Theilung in einer Längsebene vor sich, welche senk-

recht auf der Sagittalachse steht. Ich will diese Theilung als frontal bezeichnen.

Aus den hier erörterten Thatsachen ergiebt sich für die Entwicklung von *Diplosoma*, dass die Bildung ihrer Larven in keiner Beziehung zur Metagenesis steht. Es sind keine Individuen vorhanden, welche man als Ammen den Geschlechtsindividuen gegenüberstellen könnte. Die beiden Individuen sind gleich entwickelt, können sich durch Knospung vermehren und erreichen wahrscheinlich beide auch später die Geschlechtsreife. Man hat also keinen Grund dafür, in dieser Beziehung die Entwicklung von *Diplosoma* mit der von *Pyrosoma* zu parallelisiren, sondern muss sie der Gruppe von embryologischen Erscheinungen anreihen, bei welcher aus einem Ei 2 gleich entwickelte Embryonen entstehen, wie z. B. bei *Lumbricus trapezoides*. In beiden Fällen kommt die Bildung des Doppelembryos durch Theilung eines einfachen Embryos zu Stande, und der Unterschied ist nur der, dass die Ebene der Theilung in dem einen Falle sagittal, in dem anderen frontal verläuft.

Als diese Beiträge bereits niedergeschrieben waren, lernte ich den interessanten Aufsatz von Caullery[1] über die Knospung der Diplosomiden und Didemniden kennen. Obwohl die Organogenese der Knospen manche Anklänge an die des dizoischen Embryos zeigt, so ist sie doch davon verschieden. Sehr interessant ist es jedenfalls, dass der Kiemensack der jungen Knospe aus der Verwachsung der beiden Epicardialrohre entsteht, also vollkommen identisch mit dem Pericardium von *Didemnum* angelegt wird. Die übrigen Theile des Darmcanals der Knospe scheinen sich ganz anders zu bilden, als es bei der embryonalen Entwicklung der Fall ist. Es wäre noch zu früh, irgend welche Schlüsse aus dem Vergleich der ovogenen und blastogenen Vorgänge zu ziehen, und ich will nur bemerken, dass die von Caullery kurz und deutlich beschriebene Knospung mich dazu veranlasst, meine Ansicht von der Fortpflanzung der Diplosomen fester als je zu halten.

[1] M. Caullery, Sur le bourgeonnement des Diplosomidae et des Didemnidae. in: Compt. Rend. Tom. 119 1894 pag. 437 ff.

Erklärung der Abbildungen

auf Tafel 21—24.

Bp Blastopor
Cel Cellulose
Celf Faserschicht des Cellulosemantels
Celw Wabenschicht d. Cellulosemantels
Ch Chorda dorsalis
Chf Chorioideafalte
Chs Chordasack
Chz Chorioideazelle
Cl cloacale Einstülpung
Clh cloacale Höhle
Clo cloacale Öffnung
Clsw Cellulosehülle des Schwanzes
Dat axiale Darmhöhle
Dm Darm
Dp Darmplatte
Dr Drüsenzelle
Ds Darmschlauch
Dsh Seitenschlauch der primären Darmhöhle
Dt Dotter
Dtm Dottermembran
Ec Ektoderm
Ecm Ektodermhülle des Eies
Eg Egestionsöffnung
En Entoderm
Es Endostyl
Fk Furchungskern
Fol Follikelepithel
Gal Eigallerte
Gb Gehirnblase
Gg Gehirnganglion
Hz Herz
Kb Keimbläschen
Kc Kalymmocyten
Kcw die sich in die Cellulosewaben verwandelnden Kalymmocyten
Kf Keimfleck
Kn Blastomerenkern
Kr primäres Kiemenrohr
Kr ′, ″, ‴ secundäre Kiemenrohre
Ks Kiemensack
Kschl linker Kiemenschlauch
Kschr rechter Kiemenschlauch
Ksp Kiemenspalte
Kst Kiemenstigme
Ksw Wand des Kiemensackes
Lg laterale Gruben
Lp lappenförmiges Organ
Lz Linsenzelle
Md Mundöffnung
Mdr Magendrüse
Mg Magen
Mgs Magenschlauch
Mp männlicher Pronucleus
Ms Mesenchym
Msl Muskellamelle des Pericardiums
Msp Mesodermplatte
Np Neuroporus
Nr Nervenrinne
Nro Nervenrohr
Nz Nervenzelle
Oes Ösophagus
Ot Otolith
Otz Otolithenzelle
Pben peribranchiale Einstülpung
Pbsl linker Peribranchialsack
Pbsr rechter Peribranchialsack
Pc Pericardium
Pch Pericardiumhöhle
Pgen prägastrales Entoderm
Prl präoraler Lappen
Pt pelottenförmiges Organ
Pz[1], *pz*[2] Polzellen
Rc Rectum
Rf Rumpftheil des Embryos
Rfm Rumpfmark
Rkm Rückenmark
Rms Rumpfmesoderm
Rt Retina
Sb Sinnesblase
Scl subcloacaler Blutsinus
Sms Schwanzmesoderm
Sn saugnapfförmige Organe
Sw Schwanz
Swec Ektodermhülle des Schwanzes
Swen Entoderm des Schwanzes
Tr primärer Trichter
Tr′ secundärer Trichter

Vw Verwachsungsstelle der inneren Schwanzorgane mit der Ektodermhülle des Schwanzes
Wp weiblicher Pronucleus
Wpr Wimperring an der Kiemenöffnung
Zl Zelllamelle des Pericardiums.

Die Vergrößerung beträgt, wo nicht anders angegeben, stets 240 mal. Fig. 66 bis 130 beziehen sich auf *Didemnum niveum.*

Tafel 21.

Fig. 66. Schnitt durch den Eierstock von *Did. niveum.* Fig. 66 A. Ein Theil des Eies α (Fig. 66), Fig. 66 B ein Theil des Eies β bei 530facher Vergrößerung.
Fig. 67. Ein Theil des Eies während der Bildung der Polzellen. Vergr. 530.
Fig. 68. Schnitt durch ein Ei nach Vollendung der Befruchtung.
Fig. 69. Schnitt durch ein Ei im Stadium der Zweitheilung.
Fig. 70. Schnitt durch ein Ei im Stadium der Viertheilung.
Fig. 71. Längsschnitt durch ein Ei, in welchem die Epibolie begonnen hat.
Fig. 72. Längsschnitt durch eine Gastrula.
Fig. 73. Längsschnitt durch ein Ei mit geschlossenem Blastopor.
Fig. 74—74 B. Querschnitte durch einen Embryo, worin die Bildung der Nervenrinne begonnen hat.
Fig. 75. Längsschnitt durch einen Embryo aus demselben Stadium wie das der Fig. 74.
Fig. 76—76 C. Querschnitte durch einen Embryo mit theilweise geschlossener Nervenrinne.
Fig. 77. Dorsalansicht eines Embryos mit geschlossener Nervenrinne.
Fig. 78—78 D. Querschnitte durch einen Embryo aus einem dem der Fig. 77 nahe stehenden Stadium.
Fig. 79. Frontalschnitt durch einen Embryo aus einem der Fig. 77 ähnlichen Stadium.
Fig. 80. Frontalschnitt durch einen Embryo, bei welchem die Darmplatte sich differenzirt.
Fig. 81. Frontalschnitt durch einen Embryo während der Bildung der Seitenschläuche der primären Darmhöhle.
Fig. 82. Querschnitt durch einen etwas älteren Embryo.
Fig. 83. Längsschnitt durch einen Embryo, bei welchem der Schwanz ungefähr bis zum letzten Drittel der Bauchfläche reicht.
Fig. 84 u. 84 A. Frontalschnitte durch einen Embryo ungefähr gleich dem der Fig. 83.

Tafel 22.

Fig. 85 u. 85 A. Optische Schnitte von der rechten (Fig. 84) und linken (85) Seite durch einen Embryo mit fertiger primärer Darmhöhle.
Fig. 86 u. 86 A. Längsschnitte durch einen Embryo während des Schlusses des Neuroporus.
Fig. 87. Längsschnitt durch einen Embryo während der Bildung des rechten Kiemenschlauches.
Fig. 88—88 B. Längsschnitte durch einen älteren Embryo.
Fig. 89. Seitenansicht eines Embryos während des Auftretens der peribranchialen Einstülpungen.
Fig. 90. Querschnitt durch den hinteren Theil desselben Embryos; Fig. 90 A Querschnitt durch seine Gehirnblase (Vergr. 530).

Fig. 91. Querschnitt durch einen Embryo aus der Zeit des Schlusses der peribranchialen Einstülpungen.
Fig. 92 u. 92 A. Seitenansichten (Fig. 92 von der rechten, 92 A von der linken Seite) eines Embryos aus dem Stadium der Fig. 91.
Fig. 93. Längsschnitt durch einen Embryo aus dem Stadium der Fig. 91.
Fig. 94. Ventralansicht eines Embryos während des Schlusses der peribranchialen Einstülpungen.
Fig. 95—95 B. Längsschnitte durch einen Embryo mit eben geschlossenen peribranchialen Einstülpungen.
Fig. 96. Ein Theil des Querschnittes eines Embryos mit eben gebildeten primären Kiemenspalten. Vergr. 530.
Fig. 97—97 A. Querschnitte durch einen Embryo in einem der Fig. 96 nahestehenden Stadium; Fig. 97 B Querschnitt durch seine Gehirnblase. Vergr. 530.
Fig. 98 u. 98 A. Querschnitte durch einen etwas älteren Embryo.
Fig. 99 u. 99 A. Querschnitte durch einen Embryo mit secundären Kiemenstigmen.
Fig. 100 u. 100 B. Querschnitte durch einen etwas älteren Embryo.
Fig. 101. Querschnitt durch einen Embryo, wo der Darmschlauch eben mit dem linken Peribranchialsacke in Verbindung getreten ist.

Tafel 23.

Fig. 102 u. 102 A. Seitenansichten eines Embryos etwa von dem Alter der Fig. 100 (Fig. 102 von der rechten, Fig. 102 A von der linken Seite).
Fig. 103—103 D. Längsschnitte durch einen Embryo in dem Stadium der Fig. 102.
Fig. 104. Bauch- und Rückenansicht eines Embryos ähnlich dem der Fig. 102.
Fig. 105—105 G. Querschnitte durch einen Embryo während der Verwachsung der beiden Kiemenschläuche, und des Magen- und Darmschlauches.
Fig. 106. Längschnitt durch den Rücken eines etwas älteren Embryos als der der Fig. 102.
Fig. 107, 107 A, 108, 109. Seitenansichten von Embryonen während der Bildung der cloacalen Einstülpung. Vergr. 145.
Fig. 110—110 B. Längsschnitte durch einen Embryo im Stadium der Fig. 109. Vergr. 145.
Fig. 111. Querschnitt durch den hinteren Theil der Kiemenregion eines Embryos im Stadium zwischen den Fig. 108 und 109.

Tafel 24.

Fig. 112—112 B. Frontalschnitte durch einen Embryo im Stadium der Fig. 109. Vergr. 145.
Fig. 113. Längsschnitt durch einen Embryo im Stadium der Fig. 108. Vergr. 145.
Fig. 114 u. 114 A. Frontalschnitte durch einen etwas älteren Embryo als den der Fig. 109. Vergr. 145.
Fig. 115. Querschnitt durch einen Embryo im Stadium der Fig. 109. Vergr. 145.
Fig. 116—116 C. Frontalschnitte durch einen etwas älteren Embryo als den der Fig. 109. Vergr. 145.
Fig. 117. Querschnitt durch einen Embryo während der Bildung des Herzens. Vergr. 145.
Fig. 118 u. 118 A. Frontalschnitte durch einen Embryo aus dem Stadium der Fig. 108.

Fig. 119. Querschnitt durch einen zum Ausschlüpfen fertigen Embryo. Vergr. 145.
Fig. 120—127. Durchschnitte durch die Eigallerte und den Cellulosemantel in den verschiedenen Stadien des letzteren. Vergr. 530.
Fig. 128. Profilansicht einer fixirten Larve mit nicht ganz eingezogenem Schwanze. Vergr. 145.
Fig. 129. Profilansicht einer verwandelten Larve, bei welcher die Saugnäpfe bereits verschwunden sind und der Schwanz eingezogen ist. Vergr. 145.
Fig. 130. Schnitt durch die in Zerfall begriffene Sinnesblase der verwandelten Larve. Vergr. 530.
Fig. 131—135 beziehen sich auf *Oikopleura fusiformis*. Vergr. 530.
Fig. 131. Längsschnitt durch den vorderen Theil des Rumpfes.
Fig. 132. Querschnitt durch Gehirnganglion, Sinnesblase und anliegende Theile des Darmcanals.
Fig. 133. Schnitt durch Gehirnganglion und Trichter an der Mündung des letzteren in den Pharyngealsack.
Fig. 134. Theil eines Querschnittes durch den Rumpf in der Region des Herzens.
Fig. 135. Querschnitt durch den Rumpf in der Gegend der Kiemenspalten.

Mittheilungen über Copepoden. 7—9[1].

Von

Dr. W. Giesbrecht
in Neapel.

Mit 1 Textfigur.

7. Zur Morphologie des weiblichen Abdomens.

Bekanntlich durchlaufen die Copepoden nach Abschluss der Nauplius-Phase eine Reihe von Entwicklungs-Stadien, deren gemeinsamer Charakter im Gegensatz zu jener Phase darin besteht, dass Rumpf und Gliedmaßen von Anfang an den Habitus besitzen, der ihnen bei dem ausgewachsenen Thiere eigen ist, wenn sie auch erst nach und nach deren Segment- und Gliederzahl gewinnen, und dass sie in regelmäßig wachsender Zahl auch diejenigen Gliedmaßen aufweisen, von denen die Ordnung den Namen hat: die Spaltfüße des Thorax.

Aus diesem Grunde will ich diese Stadien als »Copepodid-Stadien« oder »Copepodide« bezeichnen. Claus, der sie zuerst von *Cyclops* kennen lernte, nannte sie Cyclops-artige Jugendstadien oder auch Cyclopsstadien, Grobben in seiner Entwicklungsgeschichte von *Cetochilus septentrionalis* Cetochilus-Stadien. Da man aber eines gemeinsamen Namens für sie bedarf, so gebraucht Claus neuerdings allgemein den Ausdruck Cyclopid-Stadien, Canu und ich den ähnlichen Cyclopoid-Stadien[2]. Indessen weisen auch diese Aus-

[1] No. 1—6 vgl. oben pag. 56—106 Taf. 5—7.

[2] Allerdings beschränkt Canu (1892 pag. 23) diesen Ausdruck auf die ersten beiden Stadien, während er die folgenden je nach dem Genus benennen will und die Stadien dieser Phase insgesammt als Stades-copépodes bezeichnet. Für die beiden Abschnitte, in welche bei parasitischen Arten die zweite Ent-

drücke zu speciell auf ein einzelnes Genus hin, während der Name für diese allen Copepoden gemeinsamen Stadien sowohl diese Gemeinschaft ausdrücken, als auch auf dasjenige Merkmal hindeuten sollte, welches diese Stadien (denen das Reife-Stadium sich eng anschließt), von der ersten Phase der larvalen Entwicklung mit am auffälligsten unterscheidet; darum erscheint mir die Bezeichnung »Copepodid-Stadien« als die geeignetste.

Von diesen Copepodid-Stadien nun fand Claus schon i. J. 1858 bei *Cyclops* fünf, die er neuerdings genauer beschrieben hat[1], und kürzlich beobachtete er die gleiche Zahl auch bei *Pontella mediterranea*[2]. Auch ich hatte schon vor 14 Jahren gefunden, dass *Pseudocalanus elongatus* fünf Copepodid-Stadien durchmache, und neuerdings habe ich von *Eucalanus attenuatus*, *Rhincalanus nasutus*, *Temora stylifera*, *Pleuromma abdominale*, *Labidocera brunescens*, *Pontella mediterranea*, *Sapphirina iris* (*salpae*), *Idya furcata* diese 5 Stadien theils gesammelt, theils gezüchtet; bei einer Anzahl anderer pelagischer Arten liegt mir die Reihe der Copepodide nicht so lückenlos vor; dass aber auch sie deren 5 durchmachen, unterliegt keinem Zweifel. Ferner unterschied Maupas[3] bei zwei Harpacticiden, *Belisarius viguieri* (*Phyllognathopus paludosus* Mrázek) und *Canthocamptus staphylinus*, 6 Nauplius-Stadien [?] und 6 Copepodid-Stadien, das Reifestadium einbegriffen, und Canu's Mittheilungen über die Metembryogenese der Ascidicolen lassen schließen, dass wenigstens bei einem Theil der Notodelphyiden 5 Copepodid-Stadien auftreten.

Daher dürfen wir wohl mit einiger Sicherheit den Satz aussprechen, dass sämmtliche freilebende Copepoden und die ihnen in Lebensweise und Gliederung des Rumpfes zunächst stehenden Parasiten zwischen der Nauplius-Phase und dem Stadium der Geschlechtsreife fünf Copepodid-Stadien durchmachen; jedenfalls

---

wicklungsphase zerfällt, ist die Aufstellung besonderer Namen berechtigt, und so wären die freischwimmenden Stadien des 1. Abschnittes als Copepodide zu bezeichnen, für die des 2. Abschnittes aber doch wohl Namen von weniger begrenzter Brauchbarkeit zu wählen, als es die von den einzelnen Genera entlehnten sind.

[1] C. Claus, Neue Beobachtungen über die Organisation und Entwicklung von *Cyclops*. Ein Beitrag zur Systematik der Cyclopiden. in: Arb. Zool. Inst. Wien, 10. Bd., pag. 283—356, 7 Taf. [cf. pag. 285—292].

[2] C. Claus, Über die Entwicklung und das System der Pontelliden. Zugleich ein Beitrag zur Nomenclaturfrage. ibid. pag. 233—282 [cf. pag. 252—259].

[3] E. Maupas, Sur le *Belisarius viguieri*, nouveau copépode d'eau douce. in: Compt. Rend. Tome 115 pag. 135—137.

ist diese Zahl als Norm auch der Betrachtung von Fällen zu Grunde zu legen, in denen sie nicht erreicht oder etwa überschritten wird.

Zwischen diesen Stadien und hinter dem letzten von ihnen liegt nun je eine Häutung[1], und ich fand bei den von mir untersuchten, oben genannten Arten die von CLAUS an *Cyclops* und *Pontella mediterranea* gemachte Beobachtung bestätigt, dass bei jeder der fünf Häutungen die Zahl der Rumpfsegmente sich um eines vermehrt, indem das vordere Stück des jedesmal letzten Rumpfsegmentes sich abschnürt. Auch die Untersuchungen CANU's über die Ontogenese von *Isias*, *Eurytemora* und verschiedener Ascidicolen stimmen hiermit überein, und es lässt sich nunmehr annehmen, dass dieser Modus der Ontogenese der Rumpfsegmente eine für alle freilebenden Copepoden und die ihnen nahestehenden Parasiten gültige Regel ist; ich will sie nach ihrem Entdecker die »CLAUS'sche Segmentirungsregel« nennen.

Da nun das I. Copepodid-Stadium zwischen Kopf und Füßen 5 freie Segmente besitzt (vorausgesetzt, dass nicht bereits das 1. Thoraxsegment, d. h. dasjenige Segment welches das vorderste Schwimmfußpaar trägt, mit dem Kopf verwachsen ist), so ergiebt sich, dass der geschlechtsreife Copepod deren zehn haben muss, eine Zahl, die von CLAUS als die Grundzahl bei Copepoden in Anspruch genommen und zu gleichen Theilen auf Thorax und Abdomen vertheilt worden ist. Da ferner im I. Copepodid-Stadium die Grenze zwischen dem breiteren, ellipsoidischen Vorder- und dem schmäleren, mehr cylindrischen Hinterkörper hinter das dritte der 5 freien Segmente fällt, und bei jeder der zunächst folgenden Häutungen das erste Segment des Hinterkörpers zum Vorderkörper gezogen wird, so ergibt sich weiter, dass die Gymnoplea die definitive Abgrenzung ihres Rumpfes in Vorder- und Hinterkörper erst mit dem

---

[1] Dass es nur eine Häutung ist, lässt sich bei Arten, die wie *Cyclops*, *Idya*, *Notodelphys* etc. sich im Glase mit Leichtigkeit entwickeln, direct nachweisen; für die pelagischen Arten gelang mir der directe Nachweis durch Züchtung nur in einzelnen Fällen, da sie eine längere Gefangenschaft nicht zu ertragen scheinen; immerhin sah ich auch pelagische Copepodide einigemal sich durch eine Häutung in das nächste Stadium verwandeln. Da indessen sämmtliche gefischte Copepodide einer pelagischen Species sich stets auf die 5 Stadien vertheilen ließen, und alle Copepodide des gleichen Stadiums in der Form, abgesehen von geringen Größenunterschieden, durchaus übereinstimmten, so bliebe nur die Annahme übrig, dass zwischen zwei Stadien Häutungen ohne Formänderung stattfinden könnten, was bei den genannten littoralen Arten sicher nicht, und bei den pelagischen wahrscheinlich nicht der Fall ist.

III. Copepodid-Stadium, die Podoplea aber schon mit dem II. erreichen.

Die Zahl der Rumpfsegmente des Reifestadiums, welche aus der Segmentzahl des I. Copepodids und der Claus'schen Segmentirungs-Regel resultirt, d. h. 5 für den Thorax und 5 für das Abdomen, besitzen nun thatsächlich die wenigsten Arten und auch diese fast stets nur im männlichen Geschlecht. Trotzdem gilt auch für die schwimmenden Arten mit geringerer Segmentzahl jene Regel fast durchweg, da, wie sich ontogenetisch nachweisen lässt, die Verminderung der Zahl nur selten Folge von unterbleibender Theilung, gewöhnlich von secundärer Verschmelzung bereits abgeschnürter Segmente ist. In welcher Weise nun nach diesem doppelten Modus die reduzirte Zahl der Abdominalsegmente bei den reifen Weibchen entsteht, soll zunächst für die Gymnoplea im Folgenden untersucht werden.

Diese Untersuchung erwies sich als wünschenswerth, weil (außer der häufiger geäußerten Ansicht, dass das Genitalsegment des viergliedrigen Abdomens zweien Segmenten homolog sei) die nachfolgenden Citate aus Claus' Monographie der freilebenden Copepoden (1863) und aus Canu's Copépodes du Boulonnais (1892) und ferner die in meiner Monographie in den Beschreibungen der Species verstreuten Angaben, so weit ich sehe, Alles sind, was über die Homologie der weiblichen Abdominalsegmente bei Copepoden vorliegt[1], und weil sowohl Claus' und Canu's Angaben, als auch meine eigenen zum Theil irrig sind. — Claus (1863 pag. 12) sagt: »Die Modificationen in der Gliederzahl des Abdomens sind folgende: Fünf vollständig getrennte Glieder treffen wir bei den Männchen fast aller Gattungen an, z. B. *Cyclops*, *Harpacticus*. Indem der erste Ring, der in beiden Geschlechtern die Ausmündung der Genitaldrüsen enthält, mit dem folgenden verschmilzt, erhalten wir ein viergliedriges Abdomen, z. B. bei den Weibchen der Gattungen *Cyclops*, *Harpacticus* etc. Viergliedrig kann aber auch das Abdomen durch die unterbliebene Sonderung der beiden letzten Segmente werden, z. B. ♂ *Ichthyophorba*; dreigliedrig wird dasselbe durch die Combination der beiden genannten Abweichungen bei zahlreichen Weibchen, z. B. *Ichthyophorba*, *Calanella*, *Hemicalanus*, *Candace*, *Temora*; zweigliedrig in der Gattung *Corycaeus*, und end-

[1] Über Claus' Deutung des Abdomens eines Ascomyzontiden-Weibchens siehe unten pag. 646.

lich eingliedrig in derselben Gattung durch die unterbliebene Sonderung aller Abdominalringe«. Was Claus hier über die Verschmelzung der beiden ersten Abdominalsegmente zum Genitalsegment des Weibchens sagt, beruhte auf Untersuchung der Ontogenese von *Cyclops* und einiger anderer Arten; alle übrigen Angaben aber sind bloße Vermuthungen, von denen diejenige, dass das dreigliedrige Abdomen aus der Verschmelzung des 1. mit dem 2. Segment und der unterbliebenen Abtrennung des 4. vom 5. entstehe, sich mir auf Grund der Untersuchung der Copepodide nur für einen Theil der Arten als zutreffend erwiesen hat. Ganz irrig ist die Annahme, dass das viergliedrige Abdomen auch aus der unterbleibenden Theilung des Endsegmentes entstehen könne, nicht bloß für das Männchen von *Centropages* (*Ichthyophorba*), welches thatsächlich 5 Abdominalsegmente hat (vgl. Mon. pag. 322), sondern überhaupt für alle freilebenden Arten mit 4gliedrigem Abdomen. Eine Deutung des zweigliedrigen Abdomens versucht Claus nur für *Corycaeus*, indem er es in der auf die citirten Worte folgenden kleinen Tabelle beim ♀ als Ab 1∼2, 3∼5, beim ♂ als Ab 1, 2∼5 auffasst; dass diese Deutung weder für die beiden Geschlechter von *Corycaeus*, noch etwa für andere von Claus in seiner Monographie behandelte Arten mit zweigliedrigem Abdomen (*Pontella mediterranea*, *Pontellina plumata*) richtig ist, wird sich weiter unten ergeben. — Canu (1892 pag. 32, 33) bemerkt, dass die von anderen Autoren angenommene Verschmelzung der beiden ersten Abdominalsegmente zum Genitalsegment des 3- oder 4gliedrigen weiblichen Abdomens sich nicht ontogenetisch nachweisen lasse und schließt daraus, »qu'une condensation embryogénique affecte, dans la plupart des femelles de Copépodes, la formation ontogénétique des segments abdominaux et supprime la séparation des deux premiers somites dans l'embryon, pour éviter leur soudure consécutive au cours de l'évolution«. Canu baut seinen Schluss auf einen unrichtigen Vordersatz: jene Verschmelzung findet thatsächlich bei der letzten oder vorletzten Häutung statt, auch bei *Eurytemora affinis*, deren drei letzte Copepodide beider Geschlechter Canu in einer spätern Arbeit[1] beschreibt. Die cenogenetische Störung, dass sich ein zweien oder mehr Somiten entsprechendes Rumpfsegment auf einmal und ungetheilt vom Endsegment abschnüre, dürfte die Claus'sche Regel von der Vermehrung

[1] Etude zoologique de *Temorella affinis*. in: Ann. Station Aquicole Boulogne-sur-Mer. Vol. 1 1892 pag. 13—38 Taf. 1.

der Rumpfsegmente bei den Gymnoplea niemals erleiden; dass sie bei Copepoden indessen vorkommt, wird weiter unten das Beispiel von *Corycaeus* zeigen. — Der von mir begangene Irrthum in der Deutung des weiblichen Abdomens entsprang aus einer übertriebenen Vorstellung von der Ausnahmelosigkeit der Claus'schen Regel, die mich dazu verführte, das Endsegment des reifen Abdomens bei allen Arten für das reine, bei der letzten Häutung abgegliederte Analsegment (Ab 5) zu halten und die an der vollen Zahl fehlenden Segmente jedes Mal dem Genitalsegmente zuzuweisen, welches ja auch fast stets zu seiner definitiven Gestaltung mindestens noch des folgenden Segmentes bedarf.

Während den reifen Weibchen einiger Ascidicolae und Harpacticidae, ferner von *Sapphirina* und nach Canu auch von *Modiolicola* die volle Zahl der 5 Abdominalsegmente zugesprochen werden kann, da bei ihnen die Verschmelzung der beiden ersten Segmente unterbleibt oder unvollständig ist, so kommt bei den Gymnoplea-Arten diese Zahl ausschließlich den Männchen zu (und zwar allen), während die Weibchen höchstens 4 Abdominalsegmente haben, und diese Zahl sogar bis auf 1 sinken kann.

Vier Abdominalsegmente haben: *Calanus*, *Eucalanus elongatus*, *Paracalanus*, *Acrocalanus*, die Clausocalaninae, die Aëtidiinae, *Euchaeta*, die Scolecithrichinae, die Leuckartiinae, *Heterochaeta*, *Hemicalanus*, *Phyllopus*, *Pseudocyclops*, und unter den Süßwasserarten *Osphranticum*, *Poppella*, *Schmackeria*, *Weismannella*.

Drei Segmente haben: *Eucalanus attenuatus*, *crassus* etc., *Rhincalanus*, *Mecynocera*, *Calocalanus plumulosus*, *Centropages*, die Temorinae, *Augaptilus*, *Candace*, *Calanopia*?, *Labidocera brunescens*, *wollastoni* etc., *Pontella atlantica*, *lobiancoi*, *princeps*, *Anomalocera*, *Parapontella*, *Acartia*, *Corynura forcipata*, *denticulata*, und unter den Süßwasserarten *Diaptomus*, *Heterocope*, *Limnocalanus*, *Eurytemora*, *Epischura*.

Zwei Segmente haben: *Calocalanus pavo*, *Labidocera nerii* etc., *Pontella mediterranea* etc., *Monops regalis* etc., *Pontellina*, *Corynura recticauda*, und unter den Süßwasserarten *Böckella*, *Broteas*?, und der zweifelhafte *Centropages brevicaudatus*.

Ein Segment haben *Monops villosus*, *brevis*.

In der Tabelle auf pag. 638 stelle ich eine Anzahl von diesen Arten, deren letzte Copepodid-Stadien ich untersuchen konnte, zusammen, indem ich sie unter Vorwegnahme später zu begründen-

der Ergebnisse nach Zahl und morphologischer Bedeutung ihrer Abdominalsegmente in diesen Stadien und im Reife-Stadium zu Gruppen ordne. Die beistehenden Zahlen bedeuten die Längen der Segmente in 0,01 mm; dieselben wurden, wo irgend möglich, durch Messung mehrerer Exemplare gewonnen, so dass sie nicht bloß den Vergleich der Segmentlängen in demselben Stadium, sondern auch ein Urtheil über die Zunahme der Segmentlängen bei den einzelnen Häutungen erlauben. In der Tabelle fehlen die Arten mit eingliedrigem Abdomen, weil ich von *Monops villosus* leider nur ein Exemplar des IV. Copepodidstadiums besitze, dessen Abdomen übrigens mit dem der anderen Arten in der Gliederung übereinstimmt.

Als Ausgangspunkt der Untersuchung eignet sich die Gruppe A, da die Segmentirung des weiblichen Abdomens der letzten Entwicklungstadien in ihr am einfachsten ist. Dass hier das 1. Segment des reifen weiblichen Abdomens den ersten beiden des männlichen entspricht und also nach der Formel Ab 1∼2, 3, 4, 5 segmentirt ist, ist seit Claus nie bezweifelt worden und lässt sich auch ohne Beihilfe der Ontogenese aus der Thatsache schließen, dass die Verschmelzung von Ab 1 und 2, bei den Gymnoplea zwar immer vollständig, bei anderen Copepoden mancherlei Abstufungen zeigt. Ontogenetisch bestätigt wird dieser Schluss dadurch, dass im V. Copepodid-Stadium die beiden ersten Segmente relativ kurz sind und weder von einander noch vom dritten Segment an Länge beträchtlich abweichen, während das 1. Segment des reifen Abdomens viel länger als das folgende (bis über 3mal) ist und seine Längenzunahme bei der letzten Häutung, bei der es obendrein auch an Dicke zuzunehmen pflegt, außer allem Verhältnis zur Längenzunahme der übrigen Segmente stehen würde, wenn man es etwa bloß aus dem 1. Segment des V. Stadiums entstanden denken wollte. Einen weiteren Beleg für die angeführte Segmentformel des reifen weiblichen Abdomens finde ich darin, dass die Verschmelzung von Ab 1 und 2, die in der Gruppe A während der letzten Häutung plötzlich vollzogen wird, bei einer Art der Gruppe B, bei *Möbianus gyrans*, sich auf 2 Häutungen vertheilt: die beiden Segmente gehen im V. Stadium an der Ventralfläche zwar schon mit glattem Integument in einander über, sind an der Dorsalfläche aber noch durch eine Falte von einander getrennt. Bei der andern Species der Gruppe B endlich, bei *Eucalanus elongatus*, vereinigen sich die beiden Segmente beim Übergange aus dem IV. ins V. Stadium schon so vollständig, wie sie es in der Gruppe A erst bei der nächsten Häutung thun.

Längen der Segmente des weiblichen Abdomens in den beiden letzten (IV. und V.) Copepodid- und im Reife-Stadium.

Maßeinheit 0,01 mm.

	IV. Copd.-St.			V. Copd.-St.				Reife-St.			
A Ab	1	2	3∼5	1	2	3	4∼5	1∼2	3	4	5
Calanus vulgaris				10	8	9	11	22	12	10	6
– *gracilis*	9	11	15	10	13	10	13	25	17	13	10
Paracalanus parvus	2	2	6	2	2,5	3	6	6	3,5	3	6
Pseudocalanus elongatus	6	6	9	7	8	6	9	19	9	9	6
Drepanopus forcipatus	5	9	11	5	12	9	11	17	9	6	5
Euchirella rostrata	9	8	11	10	8	7	11	22	9	8	7
– *messinensis*	16	12	18	20	15	12	13	50	15	10	9
Euchaeta marina	13	12	20	17	15	15	16	40	24	20	7
Scolecithrix danai				5	6	5	6	12	6	6	4
Phaënna spinifera	6	5	6	8	6	5	7	15	10	8	3
Leuckartia flavicornis	5	5	7	5	7	6	7	15	9	9	5
Heterochaeta papilligera				9	10	9	7	25	12	10	7
B Ab	1	2	3∼5	1∼2		3	4∼5	1∼2	3	4	5
Möbianus gyrans	4	4	5,2	10		4,4	5,2	12	5,5	4	2
Eucalanus elongatus[1]	10	8	19	25		8	22	32	10	7	20
C Ab	1	2	3∼5	1	2	3	4∼5	1∼2	3∼4		5
Pleuromma abdominale	10	11	15	11	12	12	20	38	22		16
– *gracile*	6	7	11	8	10	8	12	28	13		10
Metridia boeckii				10	11	12	20	40	25		18
D Ab	1	2	3∼5	1	2	3	4∼5	1∼2	3		4∼5
Rhincalanus nasutus[1]	10	6	25	12	6	6	25	24	7		30
E Ab	1	2	3∼5	1∼2		3	4∼5	1∼2	3		4∼5
Eucalanus attenuatus[1]	8	6	15	16		5	15	25	7		20
Mecynocera clausii				7		2	5	7	3		6
Centropages typicus				11		8	5	16	17		6
Temora stylifera	4	3	5	9		5	5	11	7		9
Isias clavipes	4	5	8	11		6	6	14	9		9
Candace longimana				24		15	7	45	30		12
– *pectinata*				17		11	6	22	16		8
– *bispinosa*	6	7	8	16		9	5,5	20	14		6
Labidocera brunescens	5	4,5	8	14		7	4	20	12		7
Pontella atlantica	18	11	26	40		25	18	50	43		23
– *lobiancoi*				25		15	8	38	30		10
Anomalocera patersonii	8	7	17	25		13	14	40	25		20
F Ab	1	2	3∼5	1∼2		3	4∼5	1∼3	4		5
Augaptilus longicaudatus	7	7	17	22		9	20	40	14		16
G Ab	1	2	3∼5	1∼2		3	4∼5	1∼3	4∼5		
Pontella mediterranea	6	5	11	15		8	10	27	15		
Monops regalis				23		9	14	55	16		
Pontellina plumata	6	3	9	11		6	7	22	10		
Corynura recticauda				13		7	8	22	8		

[1] Bei den Species von *Eucalanus* und *Rhincalanus* umfasst die Zahl für das Endsegment in allen 3 Stadien auch die von demselben nicht abgegliederte Furca.

Da das Abdomen sämmtlicher Arten im IV. Copepodid-Stadium 3 Segmente hat, und die beiden vorderen in der Gruppe A und B entweder als Ab 1, 2 oder Ab 1∼2 ins V. Stadium übergehen, so müssen die beiden hintern Segmente des V. Stadiums aus dem dritten des IV. entstehen, und zwar nach der CLAUS'schen Segmentirungs-Regel derart, dass Ab 3 sich davon abspaltet, und das hinterste Segment des V. Stadiums also = Ab 4∼5 ist; die Segmentformel des Abdomens im V. Stadium ist mithin für die Gruppe A: Ab 1, 2, 3, 4∼5, für die Gruppe B: Ab 1∼2, 3, 4∼5.

Während bei den Arten mit viergliedrigem reifem Abdomen die Verschmelzung von Ab 1 und 2 gewöhnlich erst bei der letzten Häutung stattfindet, ausnahmsweise (B) aber in die vorletzte vorgeschoben werden kann, so geht umgekehrt bei den Arten, deren reifes Abdomen aus drei oder weniger Segmenten besteht (C—G). diese Verschmelzung gewöhnlich schon bei der vorletzten Häutung vor sich; aber auch hier giebt es wiederum Ausnahmen, da die Arten der Gruppen C und D, ebenso wie die von A, die Segmente Ab 1 und 2 erst bei der letzten Häutung verschmelzen. Dass nun auch bei den Arten C—G diese beiden Segmente bei der letzten oder vorletzten Häutung wirklich verschmelzen, dafür sind die nämlichen Gründe anzuführen, aus denen diese Verschmelzung bei den Arten A und B gefolgert wurde[1], so dass man für das Abdomen des V. Copepodid-Stadiums der Gymnoplea allgemein die Formel Ab 1, 2, 3, 4∼5, wenn es viergliedrig, und Ab 1∼2, 3, 4∼5, wenn es dreigliedrig ist, aufstellen kann.

Es ist nun zu untersuchen, wie bei den Arten C—G die drei oder weniger Segmente des reifen Abdomens aus den 4 oder 3 Segmenten des V. Stadiums hervorgehen. Hierbei erweist sich die bisher ausreichende und fast ausschließlich angewandte Methode der Vergleichung der Segmentlängen in den verschiedenen Stadien nicht in allen Fällen als zulänglich. Aber es lassen sich aus den Fällen, wo die Homologie der Segmente jetzt als gesichert erscheint, noch weitere Kriterien für das Eintreten oder Ausbleiben von Segmenttheilungen gewinnen, indem man die Grenzen des Wachsthums

[1] Bei *Rhincalanus nasutus* ist diese Verschmelzung besonders deutlich daran zu erkennen, dass die beiden dorsalen Stacheln, die im IV. und V. Stadium hart am Hinterrande des 1. Segmentes sitzen, nach der letzten Häutung mitten auf das 1. Segment gerückt sind, etwa so weit vom Hinterrande desselben entfernt, wie die Länge des 2. Segmentes im V. Stadium beträgt.

der einzelnen Segmente bei den Häutungen feststellt und das Verhalten ihrer Muskulatur zu Rathe zieht[1].

Wir sehen zunächst aus der obigen Tabelle (pag. 638), dass ein Segment, welches ohne sich zu theilen, noch sich mit einem anderen zu vereinigen, in das homologe Segment des folgenden Stadiums übergeht, dabei an Länge meistens zunimmt, bis auf das Doppelte wachsen kann, und nur selten seine frühere Länge beibehält, so dass die Grenzen seines Wachsthums zwischen 1 und 2 liegen. Wenn zwei Segmente verschmelzen, so ist die untere Wachsthumsgrenze ebenfalls = 1 (d. h. das aus zweien verschmolzene Segment ist bisweilen nur eben so lang wie diese Segmente zusammen), wogegen die obere Grenze nicht erreicht zu werden scheint, sondern nur etwa = $1^1/_2$ ist. Ein durchschnittlich stärkeres Wachsthum zeigt ein Segment, welches sich theilt; nur in einem Falle ist das Segment etwa so lang wie seine beiden Theilstücke; selten sind diese weniger als $1^1/_2$, meistens $1^1/_2$ bis über 2 mal so lang wie jenes. Es geht daraus hervor, dass ein Segment bei einer Häutung sich niemals verkürzt, und dass es sich bis aufs Doppelte und etwas darüber verlängern kann.

Ferner fiel mir bei einer Anzahl von Arten auf, dass die dorsalen Muskelbänder, welche am Endsegmente inseriren, sich zu diesem im V. Copepodid- anders als im Reife-Stadium verhalten; da es nun bei der Deutung der Segmentirung des Abdomens der Arten C—G vornehmlich darauf ankommt, ob das Endsegment des V. Stadiums sich theilt oder nicht, so versuchte ich diesen Dorsalmuskel für die Entscheidung dieser Frage zu verwerthen.

---

[1] Da in den nicht gerade häufigen Fällen, wo das weibliche Abdomen der Gymnoplea Anhänge in Form von Borsten, Stacheln, Zacken etc. besitzt, dieselben fast stets erst im Reifestadium und fast nur am Genitalsegment hervortreten, so entbehrt man hier eines Kriteriums für die Theilung und Verschmelzung von Segmenten, welches bei der Untersuchung, wie die Gliedmaßen sich gliedern, fast immer einen sichern Anhalt abgiebt. Es scheint nun bei dem Mangel dieses Kriteriums vielleicht am einfachsten und sichersten, Theilung und Verschmelzung der Abdominalsegmente dadurch zu constatiren, dass man die Lage beobachtet, welche die Segmente des jedesmal folgenden Stadiums in der alten, abzuwerfenden Cuticula einnehmen. Indessen gelingt diese Beobachtung nur an Thieren, die kurz vor der Häutung stehen, und ist also sehr vom Zufall abhängig; nur ausnahmsweise glückte es mir, an dem in der alten Hülle steckenden Thiere eine Verstreichung vorher vorhandener Segmentgrenzen oder eine Einschnürung, welche die Bildung einer neuen Segmentirung vorbereitete, wahrzunehmen, und so konnte ich diese Wahrnehmung nur in wenigen Fällen zur Controlle der aus sonstigen Kriterien gezogenen Schlüsse verwerthen.

Bei manchen Arten nämlich, bei denen die dorsalen Muskelbänder im V. Stadium nicht weit vor der Mitte des Endsegmentes oder selbst etwas dahinter inseriren, findet sich ihre Insertionsstelle im reifen Abdomen dicht an den Vorderrand des Endsegmentes gerückt; so ist es unter den Arten der Gruppen A und B bei *Euchaeta*, *Leuckartia flavicornis*, *Heterochaeta papilligera*, *Eucalanus elongatus*. Die Erklärung liegt nahe: das Endsegment des V. Stadiums hat sich dicht vor der Insertion des Muskels in die beiden hintersten Segmente des reifen Abdomens getheilt. Wo sich nun bei den übrigen Arten der Muskel ähnlich verhält, werden wir ebenfalls auf eine Theilung des Endsegmentes bei der letzten Häutung schließen können. — Bei anderen Arten der Gruppen A und B aber, bei *Calanus*, *Drepanopus* etc., liegt die Insertionsstelle des Dorsalmuskels nicht bloß im V. Copepodid-Stadium, sondern auch in der Reife mehr oder minder weit hinter dem Vorderrande des Endsegmentes. Da wir indessen wissen, dass das Endsegment sich bei diesen Arten thatsächlich theilt, so lässt sich die Lage des Muskels in beiden Stadien durch die Annahme erklären, dass das Endsegment sich hier eine Strecke weit vor der Insertion des Muskels theilt, und dass das zwischen der Insertion und dem Vorderrande liegende Stück des Segmentes bei der Häutung an Länge zugenommen hat. Ein derartiges Verhalten des Muskels ist aber auch sehr wohl denkbar, wenn das Endsegment ungetheilt bleibt, und lässt also einen Schluss auf die Theilung des Segmentes bei den übrigen Arten nicht zu. — Eine dritte Art des Verhaltens, welche der Dorsalmuskel bei den Arten A und B nicht zeigt und auch nicht zeigen kann, besteht darin, dass er sowohl im V. Stadium wie auch in der Reife am Vorderrande des Endsegmentes inserirt; da in diesem Falle vor der Insertionsstelle des Muskels für die Theilung des Segmentes kein Platz ist und eine Theilung hinter derselben dem Muskel unmöglich machen würde, auch im Reifestadium noch am Endsegment zu inseriren, so führt diese dritte Art des Verhaltens zu dem Schluss, dass das Endsegment sich bei der letzten Häutung nicht theilt, sondern als Ab 4∼5 ins Reifestadium übergeht; dass sie bei den Arten A und B nicht vorkommt, bestätigt die Richtigkeit dieses Schlusses.

Unter den oben angeführten Arten, deren reife Weibchen ein dreigliedriges Abdomen haben (C—F), ist es nur *Augaptilus longicaudatus*, bei welchem die erste Art des Verhaltens des Dorsalmuskels, welche auf eine Theilung des Endsegmentes bei der letzten

Häutung schließen lässt, scharf ausgeprägt ist, nicht minder scharf, als etwa bei *Heterochaeta*: die Insertionsstelle des Muskels liegt im V. Stadium nicht weit vor der Mitte des Endsegmentes, im Reifestadium hart am Vorderrande des davon abgespaltenen Analsegmentes.

Dagegen zeigt der Muskel bei *Eucalanus attenuatus* die dritte Art des Verhaltens, und ähnlich ist es auch bei *Rhincalanus*, *Mecynocera*, *Temora*, *Labidocera*, *Pontella*, *Anomalocera*, nur dass bei den meisten dieser Arten sich jederseits ein Bündel des Muskels über den vorderen Segmentrand hinwegschiebt, während seine Hauptmasse in beiden Stadien am Vorderrand inserirt. Bei allen diesen Arten geht somit das Endsegment des V. Copepodid-Stadiums ungetheilt ins Reifestadium über, und das weibliche Abdomen hat bei ihnen daher die Formel Ab $1\sim2$, 3, $4\sim5$[1].

Die zweite Art des Verhaltens, aus welcher ein Schluss auf die Theilung des Endsegmentes sich nicht ergiebt, weist der Muskel bei den übrigen Arten der Gruppen C und E auf. Schon bei *Centropages typicus* inserirt seine Hauptmasse im V. Stadium eine Strecke hinter dem vorderen Segmentrande, noch weiter nach hinten rückt sie bei *Candace* und *Isias*, und am weitesten bei *Metridia boeckii* und *Pleuromma*. Auch im reifen Abdomen dieser Arten nähert sich die Insertionsstelle des Muskels mehr oder weniger dem hintern Segmentrande, so dass hier der größere Theil der Dorsalfläche des Segmentes mit Muskelbändern belegt ist, während sie bei *Eucalanus* etc. größtentheils, und bei *Augaptilus*, *Heterochaeta* etc. natürlich ganz davon entblößt ist.

Für die Frage nun, ob sich bei den Arten von *Centropages* etc. das Endsegment bei der letzten Häutung theilt, lässt sich das oben angeführte, durch Vergleichung der Segmentlängen in den verschiedenen Stadien gewonnene Ergebnis verwenden, dass kein Segment sich bei einer Häutung verkürzt. Daraus folgt, dass bei *Pleuromma* und *Metridia* das Endsegment des Reife-Stadiums nicht aus dem ganzen Endsegment des V. Stadiums hervorgegangen sein kann,

[1] Wenn der Schluss von dieser Art des Verhaltens des Muskels auf die unterbleibende Theilung des Endsegmentes richtig sein soll, so kann der Muskel bei den ♂ dieser Arten im V. Stadium ebenso wenig am Vorderrande des Endsegmentes inseriren wie bei irgend einer Art der Gruppen A und B. Und thatsächlich liegt seine Insertion bei dem V. männlichen Copepodid überall beträchtlich hinter dem vorderen Segmentrand, so dass das vor ihr liegende Stück sich als Ab 4 abgliedern und der Muskel auch in der Reife am Analsegment inseriren kann.

denn es ist kürzer als dieses, sondern nur aus seinem hinteren, bei der letzten Häutung abgespaltenen Abschnitt, wie denn auch bei allen Arten, bei denen sich bisher eine Theilung des Endsegmentes nachweisen ließ (Gruppe A und B, ferner *Augaptilus longicaudatus*), das Endsegment des reifen Abdomens höchstens eben so lang, meistens kürzer als das Endsegment des V. Stadiums ist. Nicht so zwingend ist der Schluss, dass bei *Centropages*, *Isias* und *Candace*, wo das Endsegment des reifen Stadiums länger als das des V. Stadiums ist, das letztere in das erstere ungetheilt übergeht; denn den relativen Segmentlängen widerspricht die Annahme nicht, dass bei der letzten Häutung sich vom Endsegment ein kurzes Stück abschnüre und mit Ab 3 verschmelze. Da indessen bei denjenigen Arten der Gruppen D und E, bei denen das Verhalten des Dorsalmuskels eine Theilung des Endsegmentes ausschließt, das Endsegment des reifen Abdomens länger ist als das des V. Stadiums, so habe ich auch für *Centropages*, *Isias* und *Candace* angenommen, dass die Theilung des Endsegmentes unterbleibt.

Während für diejenigen Arten mit dreigliedrigem reifem Abdomen, bei denen das letzte Segment in der letzten Häutung sich nicht theilt (D, E), die Formel Ab 1∼2, 3, 4∼5 die einzig mögliche ist, so kann das Abdomen der Arten, bei denen es sich theilt (C, F), zwei verschiedene Formeln haben, entweder Ab 1∼2, 3∼4, 5 oder 1∼3, 4, 5. Diese Alternative lässt sich nun durch Vergleichung der Segmentlängen bei keiner der 4 Arten, um die es sich handelt (C, F), entscheiden, da bei Anwendung beider Formeln die Längenzunahme der Segmente in den oben gefundenen Grenzen bleibt. Allerdings würde die Formel Ab 1∼3, 4, 5 bei *Pleuromma* und *Metridia* für die ersten drei Segmente ein unverhältnismäßig geringes Wachsthum voraussetzen; zudem würde man annehmen müssen, dass hier bei der letzten Häutung drei Segmente auf einmal mit einander verschmelzen, was an dem Abdomen der Gymnoplea bisher nicht beobachtet ist (wie wir denn auch sehen, dass bei denjenigen Arten, wo das erste Segment des reifen Abdomens aus dreien hervorgegangen ist (G), die beiden ersten davon stets schon bei der vorletzten Häutung verschmelzen). — Diese beiden Gründe, aus welchen für *Pleuromma* und *Metridia* die Formel 1∼2, 3∼4, 5 die wahrscheinlichere ist, gelten nun für *Augaptilus longicaudatus* nicht. Im Gegentheil weist der Umstand, dass das vordere Segment, im V. Stadium regelmäßig ellipsoidisch, in der Reife einen dünneren hinteren Abschnitt hat, darauf hin, dass dieser durch den Hinzutritt von Ab 3

entstanden ist. Ferner lässt sich für die Gültigkeit der Formel Ab 1∼3, 4, 5 bei *Augaptilus longicaudatus* Folgendes anführen. Das Endsegment des V. Stadiums, für das in der obigen Tabelle eine Länge von 20 Maßeinheiten angegeben ist, wird durch die Insertion des Dorsalmuskels in zwei Stücke getheilt, von denen das vordere 8, das hintere 12 Maßeinheiten hat; da das Segment sich nun dicht vor der Insertionsstelle theilt, so würde die Länge seines vorderen Stückes plus der von Ab 3 größer sein, als diejenige des mittleren Segmentes des reifen Abdomens; man würde also eine Verkürzung der Segmente Ab 3 und 4 bei der letzten Häutung annehmen müssen. Daher ist es wahrscheinlich, dass das reife Abdomen bei *Augaptilus longicaudatus* nach der Formel Ab 1∼3, 4, 5 segmentirt ist.

Für das viergliedrige reife Abdomen der Gymnoplea fanden wir nur eine Formel, und wir werden auch für das zweigliedrige bei ihnen nur eine finden; dem gegenüber mag es zunächst auffallen, dass sich für das dreigliedrige deren drei ergeben haben, d. h. so viel, als überhaupt denkbar sind unter der Voraussetzung, dass Ab 1 und 2 immer verschmelzen. Indess ist diese Verschiedenheit leicht erklärlich; denn unter eben dieser Voraussetzung ist auch für das viergliedrige Abdomen überhaupt nur die eine Formel möglich; und unter den drei Formeln, welche für das zweigliedrige Abdomen aus seiner Segmentirung im V. Copepodid-Stadium (1∼2, 3, 4∼5) abzuleiten möglich wären, sind zwei von vorn herein unwahrscheinlich, weil die eine davon, 1∼2, 3∼5, voraussetzt, dass eine bei der vorletzten Häutung eingetretene Segmenttheilung bei der letzten einfach wieder rückgängig gemacht werde, und weil die andere, 1∼4, 5, aus der Verschmelzung dreier Segmente auf einmal (von denen das hinterste sich obendrein noch erst abzuspalten hätte) resultiren würde.

Die letzterwähnte Formel ist für das zweigliedrige Abdomen der Artgruppe G nun auch dadurch ausgeschlossen, dass der Dorsalmuskel hier sich ähnlich verhält wie bei den Pontelliden der Gruppe E, und also erkennen lässt, dass das Endsegment des V. Stadiums sich bei der letzten Häutung nicht theilt. Die beiden Segmente des Abdomens dieser Arten entsprechen also der Formel Ab 1∼3, 4∼5.

Da ich von den *Monops*-Arten mit eingliedrigem Abdomen, wie oben bemerkt, Copepodide des V. Stadiums bisher nicht aufgefunden, so kann ich nicht angeben, ob das Endsegment des IV. Stadiums sich in demselben noch theilt, oder ob bei der vorletzten Häutung nur die beiden vorderen Segmente verschmelzen; dass das Abdomen

etwa schon im V. Stadium eingliedrig wäre, ist mir unwahrscheinlich. Jedenfalls zeigt die mit den anderen Gymnoplea übereinstimmende Segmentirung des Abdomens von *Monops villosus* im IV. Copepodid-Stadium, dass es eine andere Ontogenese hat als das eingliedrige Abdomen von *Corycaeus* (s. unten pag. 647).

Von den untersuchten auf die übrigen Gymnoplea-Arten lässt sich mit Sicherheit ein Analogieschluss nur für diejenigen mit viergliedrigem Abdomen machen, das bei keiner Art eine andere Formel als Ab 1∼2, 3, 4, 5 haben dürfte. Auch für die übrigen Gymnoplea-Arten mit zweigliedrigem Abdomen ist die Gültigkeit der Formel Ab 1∼3, 4∼5 anzunehmen, es sei denn dass es Arten gäbe, die schon im V. Copepodid-Stadium kein freies Ab 3 mehr besitzen, und deren Abdomen also mit unveränderter Segmentirung aus diesem in das Reifestadium überginge. Das dreigliedrige Abdomen dagegen müsste bei jeder Art besonders untersucht werden; denn es ist thatsächlich in dreierlei Weise segmentirt, und ein Schluss von einer Art auf eine nahe verwandte ist darum nicht einwandfrei, weil es Genera giebt (*Eucalanus*, *Calocalanus*, *Pontella*, *Labidocera*, *Monops*), deren Arten in der Zahl der weiblichen Abdominalsegmente differiren. Immerhin wird man vermuthen dürfen, dass bei Arten mit relativ kurzem Mittel- und relativ langem Endsegment des dreigliedrigen Abdomens die Formel Ab 1∼2, 3, 4∼5 gültig ist, so bei *Calocalanus plumulosus*, ferner bei *Diaptomus* und *Eurytemora*. —

Zum Schluss noch einige Bemerkungen über das Abdomen der übrigen freilebenden und der in Lebensweise und Rumpfsegmentirung ihnen zunächst stehenden parasitischen Arten.

Auch am weiblichen Abdomen dieser Arten finden wir alle Segmentzahlen vertreten, die dasjenige der Gymnoplea aufweist, ja, wie oben bemerkt, zuweilen sogar die volle Zahl von 5 Segmenten. Das viergliedrige Abdomen, dessen Segmentirung mit dem der Gymnoplea in allen Fällen übereinstimmen dürfte, ist bei den freilebenden Podoplea durchaus vorherrschend; es findet sich durchweg bei den Cyclopiden, Harpacticiden mit Einschluss der Peltidiiden, und bei *Misophria*; unter den Isokerandria besitzen es *Sapphirina* und die Oncaeiden mit Ausnahme von *Pachysoma*; ferner (nach Claus 1889 3) die Lichomolgiden und unter den Ascomyzontiden die Arten von *Dermatomyzon*, *Artotrogus* und *Dyspontius*; endlich die Hersiliiden (Clausidiiden) und einige Notodelphyiden. Ein dreigliedriges Abdomen haben *Mormonilla*, *Monstrilla*, *Pachysoma*, *Copilia*, die Ascomyzontiden *Ascomyzon*, *Echinocheres* und *Acontiophorus*, und einige stärker

rückgebildete Ascidicolae (Canu). Ein zweigliedriges Abdomen besitzen *Thaumaleus*, *Corina* und viele *Corycaeus*-Arten, und endlich ein eingliedriges die übrigen Arten von *Corycaeus*.

Über die Ontogenese des Abdomens von drei oder weniger Segmenten liegen für diese Arten, so weit ich sehe, nur zwei Beobachtungen von Claus und Dahl vor. Claus (1892 β, pag. 354) sah das Abdomen des Ascomyzontiden *Echinocheres* im letzten Copepodid-Stadium nach der Formel Ab 1, 2, 3 4∼5 segmentirt und bemerkt, dass Ab 1 und 2 des ♀ bei der letzten Häutung verschmelzen, während Ab 4∼5 in beiden Geschlechtern ungetheilt bleibt; das Abdomen des ♀ würde hier also im V. Copepodid- und im Reife-Stadium eben so segmentirt sein, wie bei *Rhincalanus nasutus*. — Ähnlich verhält sich *Copilia*, deren Copepodide[1] ich von allen drei Neapeler Arten im V. Stadium, von *denticulata* auch im IV., untersuchen konnte. In letzterem ist das Abdomen normal segmentirt, d. h. wie bei den Gymnoplea, *Cyclops*, *Sapphirina* etc. nach der Formel Ab 1, 2, 3∼5; doch zeigt sich in einer leichten Einschnürung des Endsegmentes die Abspaltung von Ab 3 bereits angedeutet, die sich dann bei der Häutung zum V. Stadium vollzieht. In diesem ist das weibliche Abdomen ebenfalls wie bei *Rhincalanus* segmentirt; der Dorsalmuskel inserirt dicht am Vorderrande des Endsegmentes in diesem wie im Reife-Stadium, so dass das Abdomen des reifen Weibchens nach der Formel Ab 1∼2, 3, 4∼5 segmentirt ist, wie man schon nach der Kürze des mittleren und der Länge des hintersten Segmentes vermuthen konnte.

[1] Die Geschlechter von *Copilia*, in der Reife so außerordentlich dimorph, stimmen im V. Copepodid-Stadium äußerlich noch ganz überein, nur dass die ♂ größer sind; man unterscheidet sie indessen leicht an der Form der Genitalorgane, und auf die Verbreiterung der Abdominalsegmente bei den reifen Männchen weisen die Zellwülste hin, die man beiderseits in jedem Segment des V. Stadium vorfindet. Da ich aus der Insertion des Dorsalmuskels am Endsegment des weiblichen V. Copepodiden schloss, dass das Segment ungetheilt ins Reifestadium übergeht, während es beim ♂ sich spaltet, so möchte man erwarten, dass der Muskel beim männlichen V. Copepodiden, eben so wie ich es (s. oben pag. 642 Anm.) bei einigen Gymnoplea-Männchen beobachtete, nicht am Vorderrande des Endsegmentes, sondern weiter hinten inserire. Das ist jedoch nicht der Fall; er inserirt vielmehr beim ♂ wie beim ♀ des V. Stadiums dicht am Vorderrande. Auch die hieraus sich ergebende Erwartung, dass der Muskel beim reifen Männchen demgemäß am Vorderrande des vorletzten Segmentes inseriren werde, täuscht; denn das reife ♂ hat diesen Muskel überhaupt nicht mehr: fast die ganze Abdominalmuskulatur ist geschwunden; ein dorsales und ein ventrales Muskelband jederseits im ersten Abdominalsegment ist Alles, was davon übrig ist.

Dahl[1] fand bei den *Corycaeus*-Arten, auch bei denen mit zweigliedrigem reifem Abdomen, das Abdomen der »Jugendformen« eingliedrig. Ich kann diese Beobachtung bestätigen, wenigstens für das IV. und V. Copepodid-Stadium, und habe Thiere des letzteren Stadiums gesehen, bei denen in der alten nichtsegmentirten Cuticula die Segmentation des reifen Abdomens unverkennbar vorbereitet war. Danach ist es wahrscheinlich, dass auch die jüngeren Copepodide von *Corycaeus*, die ich noch nicht auffinden konnte, ein unsegmentirtes Abdomen besitzen, dass also das Abdomen in dem Zustande der Segmentation, den es im II. Copepodid-Stadium besitzt, verharrt, bei den Arten mit zweigliedrigem reifem Abdomen bis ins V. Stadium, bei denen mit eingliedrigem bis ins Reife-Stadium. Das zweigliedrige reife Abdomen erhält seine Segmentation bei *Corycaeus* also erst bei der letzten Häutung, und darin liegt ein Grund zu der Annahme, dass diese Segmentation an der nämlichen Stelle eintritt, wo sie bei allen Copepoden, bei denen bei der letzten Häutung sich überhaupt noch ein Abdomen-Segment theilt, stattfindet, nämlich zwischen Ab 4 und 5. Danach wäre, im Widerspruch zu der pag. 635 citirten Meinung von Claus, dem Abdomen von *Corycaeus* in beiden Geschlechtern die Formel Ab 1∼4, 5 zuzusprechen. Die Ontogenese des Abdomens und der morphologische Werth seiner Segmente ist demnach bei *Corycaeus* anders als bei den oben behandelten Gymnoplea-Weibchen mit 2- oder 1gliedrigem Abdomen. Auch schon darin besteht ein Unterschied zwischen dem reifen Abdomen von *Corycaeus* und jener Gymnoplea-Arten, dass es bei den letzteren im männlichen Geschlecht stets fünfgliedrig ist, während es bei den *Corycaeus*-Männchen eine ebenso reduzirte Segmentzahl wie bei den Weibchen oder höchstens ein Segment mehr hat. Diese beiden Unterschiede stehen vielleicht in Zusammenhang. Denn es erscheint als eine Art von Kraftvergeudung, wenn Resultate aus früheren Abschnitten der Ontogenese in späteren Stadien wieder rückgängig gemacht werden, und man wird desshalb geneigt sein anzunehmen, dass auch in der Ontogenese des Copepoden-Rumpfes die cenogenetische Tendenz besteht, Segmente, die bei den erwachsenen Thieren mit einander verschmolzen sind, nicht vorher erst von einander abzuschnüren. Diese Tendenz mag nun bei den Arten, wo nur beim Weibchen die Zahl der Abdomensegmente reduzirt wird, durch die normale Segmentirung

[1] F. Dahl, Über die horizontale und verticale Verbreitung der Copepoden im Ocean. in: Verh. D. Z. Ges. 4. Vers. pag. 61—80. 4 Figg. [cf. pag. 73].

der Männchen in ihrer Entfaltung gehemmt werden, während sie bei *Corycaeus*, wo die Reduktion in beiden Geschlechtern eintritt, thatsächlich zur Ausführung kommt.

8. Über das Leuchten der pelagischen Copepoden und das thierische Leuchten im Allgemeinen.

A. Frühere Angaben über das Leuchten der Copepoden.

Wenn es richtig wäre, was Studer in einem Vortrage über die Expedition der »Gazelle« bemerkte, dass fast alle an der Oberfläche des Meeres lebenden Crustaceen leuchten, so wäre es sehr auffallend, dass das Leuchtvermögen bisher für so wenige Arten durch Beobachtung festgestellt ist. Thatsächlich aber leuchten nur eine verhältnismäßig geringe Zahl pelagischer Crustaceen, und so ist es nicht wunderbar, dass wir insbesondere auch über das Leuchten der pelagischen Copepoden nur spärliche Angaben haben. Ich möchte dieselben hier zunächst zusammenstellen, und zwar mit Ausschluss derjenigen, die sich auf das Farbenspiel der *Sapphirina*-Männchen beziehen, welches ja gelegentlich fälschlich als Leuchten aufgefasst oder wenigstens bezeichnet worden ist. Indess erkannte bereits Meyen (1832)[1], dass dasselbe lediglich entsteht, indem äußeres Licht von dem Integument der Thiere reflektirt und dabei gebrochen wird, und der gleichen Ansicht sind Dana und Gegenbaur; jedoch spricht noch Claus (1863, pag. 37) in seiner Monographie von einem »Leuchtvermögen der Sapphirinen«, dessen Ursache in den Vorgängen des Stoffwechsels zu suchen sei, und obgleich Ambronn (1890*a*) eine physikalische Erklärung des Farbenspiels der *Sapphirina*-Männchen gegeben, schien Dahl (citirt unten pag. 651 No. 1, vgl. pag. 108) ihr »hellleuchtendes Blau doch mehr als ein einfacher Reflex zu sein«.

Der Erste, der einem Copepoden Leuchtfähigkeit vindicirte, ist Fabricius (1780, pag. 266); er sagt von einer in der Davis-Straße in Myriaden gefischten Art, die er mit Unrecht *Cyclops brevicornis* O. F. M. nennt, dass sie leuchte; denn nur sie fand er in dem leuchtenden Wasser; den Sitz des Leuchtens scheint er in dem funkelnden Auge des Thieres finden zu wollen. Nun ist es zwar nicht sicher, dass das

[1] Mir war diese Arbeit bisher nicht zugänglich gewesen, sonst hätte ich das von ihm beschriebene und abgebildete »*Carcinium*« als Synonym der *Sapphirina angusta* Dana in meiner Monographie aufgeführt. Meyen's Beschreibung der Art ist zwar nicht eben arm an anatomischen Irrthümern, ähnlich der etwas jüngeren O. Costa's von *Sapph. fulgens*, aber die Abbildungen sind von einer für ihre Zeit überraschenden Genauigkeit und lassen die Art mit Sicherheit erkennen.

von Fabricius beobachtete Meerleuchten wirklich von dem Copepoden ausging; aber wenn man in Betracht zieht, dass später an massenhaft auftretenden arktischen Arten (*Metridia*) wirklich Leuchten beobachtet worden ist, so mag man annehmen, dass die Angabe Fabricius' richtig ist und dass er eine *Metridia*-Art vor sich gehabt hat.

W. Baird schrieb zwanzig Jahre vor dem Erscheinen seiner Natural History of British Entomostraca (1850) zwei Artikel über das Meerleuchten, in deren ersterem er 4 unbenannte Copepoden beschreibt und abbildet, ohne ihnen jedoch ausdrücklich Leuchtfähigkeit zuzuerkennen. In dem zweiten Artikel (1831) giebt er an, dass das Leuchten der Entomostraken des offenen Oceans wegen der Kleinheit der Thiere nicht leicht zu constatiren und ihre Leuchtkraft schwächer als bei anderen Leuchtthieren sei; eins von ihnen bildet er ab; man wird es leicht als einen *Corycaeus* erkennen. — Von *Corycaeus* sagt auch Dana (1846, pag. 184)[1], dass »the two lenses . . . appear beyond doubt to serve for the transmission of light«, fügt aber hinzu, dass er »was never satisfied, that the species were phosphorescent«.

Meyen (1832), dessen richtige Ansicht über das Farbenspiel der *Sapphirina*-Männchen oben erwähnt wurde, beobachtete nun außer dieser von der Gegenwart äußeren Lichtes abhängigen Erscheinung noch ein eigentliches Leuchten bei diesen Thieren. Er sagt: »Des Nachts leuchtete das Thier mit einem glänzenden blassgrünen Lichte, welches dem der Pyrosomen sehr ähnlich war; und dieses Licht ging von zwei besonderen Organen aus, die auf dem Rücken zu jeder Seite des Thieres befindlich und gelblich gefärbt sind. Gleich den Pyrosomen konnten auch diese Thiere das Licht willkürlich hervorbringen und es wieder verlöschen lassen«. Aus den Abbildungen (Fig. I und VI) und den Erklärungen dazu geht hervor, dass Meyen die Endtheile der Samenleiter und die im Genitalsegment liegenden Spermatophoren für die Leuchtorgane hielt. Giglioli[2] sagt von den *Sapphirina*-Arten: »in esse l'organo luminoso si trova nella parte anteriore del torace, tramanda una viva luce giallo-verde a regolari intervalli.« — Beide Autoren stimmen zwar darin überein, dass *Sapphirina* leuchte, aber ihre Angaben über die Leuchtorgane widersprechen sich. Dieser Widerspruch und mehr noch die Unwahr-

[1] Sein großes Werk vom Jahre 1852 ist mir im Augenblick nicht zur Hand; auf pag. 1237 ist dort ebenfalls vom Leuchten der Copepoden die Rede. — Auch Tilesius' Arbeiten habe ich nicht einsehen können.

[2] E. H. Giglioli, La fosforescenza del mare. Note pelagische etc. in: Atti Accad. Torino vol. 5 1870 22 pag.

scheinlichkeit von Beider Angaben erregt schon von vornherein Zweifel daran, ob *Sapphirina* überhaupt leuchte; denn leuchtende Genitalorgane besitzt kein anderes Leuchtthier, und ein einzelnes, rhythmisch leuchtendes Organ kein anderer Copepod.

Boeck (1864, pag. 13, 14) kannte »von der Norwegischen Küste zwei Arten von *Metridia*, die sich durch das starke blaue Licht auszeichnen, welches sie bei der Berührung hervorbringen«. Er beschreibt die Erscheinung jedoch nur für *M. lucens*[1]; hat er sie für *M. armata* (= *longa* Lubb.) etwa nur angenommen, so that er das mit Recht, wie sich später herausstellte. An *lucens* sah Boeck bei der Berührung einen starken blauen, phosphorescirenden Schein sich von der Stirn nach dem Ende des Thorax verbreiten; er schreibt einen Theil des Meerleuchtens dieser Species zu, nicht sowohl den allgemein durch das Wasser verbreiteten Schimmer, als vielmehr das vereinzelte, stärkere Aufblitzen.

Demselben Genus *Metridia* gehört vielleicht auch die Species an, welche Buchholz (1874, pag. 392) als *Diaptomus castor* bezeichnet (vgl. Mon. pag. 341). Das Leuchten, welches Pansch an den Thieren bemerkt hatte, würde dazu stimmen.

An der anderen *Metridia*-Species Boeck's, *M. armata* (= *longa* Lubb.), wurde auf der schwedischen Expedition nach Spitzbergen an der Mosselbay im December 1872 und Januar 1873 Leuchten in großer Ausdehnung beobachtet. Nach Lilljeborg (1875) fanden sich die leuchtenden Thiere theils im Wasser, theils auf dem Strande in durchtränktem Schnee, theils sogar in dem trockenen Schnee in der Nähe des Strandes. Der Schnee leuchtete im Dunkeln und hatte das eine Mal eine Temperatur von — 10° C bei — 25° C Lufttemperatur, das andere Mal von — 3° C bei — 5,6° C Lufttemperatur; da das Leuchten der Thiere ihm bewies, dass sie lebten, so schließt Lilljeborg auf ihre ungemeine Widerstandsfähigkeit gegen Kälte — ein bedenklicher Schluss, weil das Leuchten in der That nicht beweist, dass die Thiere lebten; fand doch Möbius[2] im Indischen

[1] Da Boeck dieser Species eines der hauptsächlichsten Genus-Merkmale, das er bei *armata* constatirte, ausdrücklich abspricht, so war ich vor die Wahl gestellt, Boeck eine außerordentliche Ungenauigkeit zuzutrauen oder *lucens* als nicht zu *Metridia* gehörig zu betrachten; ich zog (Mon. pag. 532) das Letztere vor, muss aber Dahl (Z. Anzeiger 17. Jahrg. pag. 11) zugeben, dass Boeck sich allerdings geirrt haben mag, und dass, wenn die Art einmal zu *Metridia* gehört, ihre Identität mit *M. hibernica* Bdy & Rob. sehr wahrscheinlich ist.

[2] K. Möbius, Beiträge zur Meeresfauna der Insel Mauritius und der Seychellen. Berlin 1880 [pag. 56].

Ocean einmal den Darm eines fliegenden Fisches »mit Resten mikroskopischer Krebschen angefüllt, von welchen ein lebhaft blaugrünes Licht ausging, das hernach noch über eine Stunde anhielt«.

Die bisher mitgetheilten positiven Beobachtungen des Leuchtens von Copepoden wurden, abgesehen von den irrigen MEYEN's und GIGLIOLI's an *Sapphirina*, an arctischen Species gemacht, und so weit diese Species bestimmbar sind, gehören sie zum Genus *Metridia*; unerörtert blieb dabei die Frage nach den Organen des Leuchtens.

Als ein zweites Genus, dessen Arten leuchten, machte nun DAHL[1] *Pleuromma* bekannt: »Auf der Plankton-Expedition wurde einige Male während der Dunkelheit gehalten, um mit dem Handnetz Leuchtthiere zu fangen. Die leuchtenden Punkte wurden von dem feuchten Netz abgelesen und zur näheren Untersuchung in ein Glas gethan. Es zeigte sich, dass in dem so angesammelten Material von Krebsen nur *Euphausien* und *Pleurommen* sich fanden« (pag. 108). Für das Leuchtorgan hielt DAHL den dem Genus *Pleuromma* eigenthümlichen einseitigen Pigmentknopf am Thorax, welchen CLAUS einst (1863) als Auge gedeutet. Über die Schwierigkeit, welche für seine Deutung des Pigmentknopfes darin lag, dass die *Metridia*-Arten o h n e diesen Knopf leuchten, half DAHL sich mit der Hypothese hinweg, dass bei *Metridia*, »einer *Pleuromma* so nahe stehenden Gattung, Leuchtmasse ohne entsprechende Concentration zu einem Organ vorhanden sei«; ferner fand er in der »einseitigen Lage« des Pigmentknopfes, seinem »histologischen Bau«, seiner »Ähnlichkeit mit dem Leuchtorgan von Euphausien« und in dem Umstande, »dass von Copepoden nur diejenigen phosphoresciren, welche ein Seitenorgan besitzen, und vielleicht noch deren nächste Verwandten«, Gründe genug, den Knopf nicht für ein Auge sondern für ein Leuchtorgan zu halten. Ich machte nun schon darauf aufmerksam[2], dass ein Organ, welches unter einer tiefbraunen Hülle liege, in dem Sinne, wie DAHL gemeint hatte, unmöglich ein Leuchtorgan sein könne; denn DAHL fasste den Knopf als Linse auf, welche die Strahlen der in ihrem Brennpunkt zu denkenden Leuchtmasse sammeln solle. Die Unmöglichkeit dieser Auffassung gab DAHL[3] auch zu, vermisste aber in meiner Notiz den experimentellen Nachweis, dass der Knopf überhaupt kein Leucht-

---

[1] FRIEDR. DAHL, *Pleuromma*, ein Krebs mit Leuchtorgan. in: Z. Anzeiger 16. Jahrg. 1893 pag. 104—109.

[2] W. GIESBRECHT, Über den einseitigen Pigmentknopf von *Pleuromma*. in: Z. Anzeiger 16. Jahrg. 1893 pag. 212—213.

[3] F. DAHL, Leuchtende Copepoden. ibidem 17. Jahrg. 1894. pag. 10—13.

organ sei. Dieser Nachweis soll nun in dieser Mittheilung geführt und die übrigen Gründe, die Dahl für seine Auffassung beigebracht hatte, in der folgenden Mittheilung (unten pag. 690) besprochen werden.

In dem zuletzt citirten Aufsatz führt Dahl auch eine Beobachtung an, welche Vanhöffen auf seiner Grönlandreise an *Metridia longa* machte: bei diesem Thiere leuchtete Kopf und Abdomen besonders stark, bisweilen aber breitete sich das Licht auch auf den ganzen Thorax aus. Weiterhin bemerkt Dahl noch: »bei der Gattung *Metridia* ist nachgewiesen, dass die Leuchtmasse noch nicht bestimmt localisirt ist«.

Demnach sind unter den pelagischen Copepoden bisher *Metridia* (Boeck, Lilljeborg, Vanhöffen) und *Pleuromma* (Dahl) als leuchtend erkannt worden; über die Organe des Leuchtens liegen keine Beobachtungen vor, sondern nur Speculationen, die, wie wir sehen werden, durchaus verfehlt sind.

B. Eigene Beobachtungen.

Schon Anfangs der achtziger Jahre überzeugte ich mich von der Leuchtfähigkeit der pelagischen Copepoden unseres Golfes, und ich machte seither zu hunderten von Malen die Bemerkung, dass, wenn ich einen fast nur aus Copepoden bestehenden Auftrieb durch ein Gazefilter goss, die auf dem Filter zurückgelassenen Thiere in dem Augenblick lebhaft zu leuchten begannen, wann das Wasser abgeflossen war; im Sommer und Herbst pflegte die Erscheinung auszubleiben, in den ersten Monaten des Jahres aber sehr regelmäßig aufzutreten; zuweilen war das Filter dann mit einem Gewimmel grünlicher Funken ganz übersät, deren Leuchten man bei vollem Tageslicht wahrnehmen konnte. Indessen bin ich erst durch die Controverse mit Dahl über den Pigmentknopf von *Pleuromma* Anfangs vorigen Jahres veranlasst worden, die Erscheinung näher zu untersuchen; die Ergebnisse dieser Untersuchung, die ich während des letzten Winters vervollständigte, lege ich in den folgenden Abschnitten vor.

a. Leuchtende und nichtleuchtende Species.

An folgenden unter den pelagischen Species unseres Golfes habe ich das Leuchten beobachtet:

Fam. Centropagidae	*Pleuromma abdominale* Lubb.
	„ *gracile* Claus
	Leuckartia flavicornis Claus
	Heterochaeta papilligera Claus
Fam. Oncaeidae	*Oncaea conifera* Giesbr.

Ich machte diese Arten dadurch ausfindig, dass ich den täglichen Auftrieb in kleinen Portionen durch ein Gazefilter goss, welches über einen Holzring straff ausgespannt war; dann sammelte ich diejenigen Thiere, welche schon leuchteten, sobald das Wasser abgelaufen war, mit einer Nadel heraus und hielt das Filter mit dem Rest im Dunkelkasten über Ammoniakdämpfe, damit mir auch die schwächer leuchtenden Thiere nicht entgehen möchten. Auf diese Weise erhielt ich schon sehr bald die obige kleine Liste leuchtender Arten, und so oft ich auch später den Versuch wiederholte, kam doch keine weitere Art dazu [1].

Die daraus sich ergebende Vermuthung, dass die allermeisten der übrigen pelagischen Arten des Golfes nicht leuchten, controllirte ich, indem ich einzelne Individuen einer großen Zahl von ihnen durch Ammoniak, Formol oder Wärme in der weiter unten angegebenen Weise reizte — stets mit negativem Resultat, so dass ich von Species der Genera *Calanus*, *Eucalanus*, *Paracalanus*, *Clausocalanus*, *Aëtidius*, *Euchaeta*, *Temora*, *Isias*, *Centropages*, *Hemicalanus*, *Candace*, *Labidocera*, *Pontella*, *Acartia*, *Oithona*, *Euterpe*, *Thaumaleus*, *Copilia*, *Sapphirina*, *Corycaeus* mit Bestimmtheit behaupten kann, dass ihnen die Leuchtfähigkeit fehlt, wenigstens unter den Umständen fehlt, wo sie die vorher genannten Arten besitzen. Mit Hinblick auf Dana's oben citirte Äußerung über *Corycaeus* und auf Meyen's und Giglioli's Angaben über *Sapphirina* und weil ich mich von Herrn John Murray i. J. 1882 erinnerte gehört zu haben, dass er *Corycaeus* habe leuchten sehen, wendete ich den Corycaeiden besondere Aufmerksamkeit zu; doch konnte ich sie niemals zum Leuchten veranlassen, noch die Pigmentkörper ihrer paarigen Augen oder andere Organe beim Zerquetschen phosphoresciren sehen.

Zu den nichtleuchtenden Arten gehören aber auch, was besonders hervorgehoben werden muss, *Oncaea venusta*, *mediterranea* und *media* und vielleicht noch andere Arten von *Oncaea*, während, wie oben erwähnt, *Oncaea conifera* zu leuchten vermag.

Obwohl hieraus hervorgeht, dass man von der Leuchtfähigkeit einer Species nicht ohne Weiteres auf die der übrigen Species desselben Genus schließen darf, so ist es mir immerhin wahrscheinlich, dass nicht bloß die genannten Arten von *Pleuromma*, *Leuckartia* und *Heterochaeta* leuchten, sondern auch die übrigen Arten dieser Genera; jedenfalls spricht die Leuchtfähigkeit von *Metridia* dafür, dass die mit *Pleuromma abdominale* und *gracile* doch noch

[1] Über einen leuchtenden Nauplius s. u. pag. 657.

näher als *Metridia* verwandten übrigen Arten von *Pleuromma* ebenfalls leuchten.

Aber wenn auch außer *Oncaea conifera* sämmtliche Arten von *Metridia*, *Pleuromma*, *Leuckartia* und *Heterochaeta* leuchten, und wenn selbst unter den von mir nicht auf ihre Leuchtfähigkeit untersuchten Arten es noch leuchtende geben sollte, so machen die leuchtenden Arten doch nur einen kleinen Theil der pelagischen Copepoden aus. Auch durch großen Reichthum an Individuen zeichnen sich die leuchtenden Arten, etwa von *Metridia longa* abgesehen, wenigstens nicht in dem Grade aus, wie manche Arten von *Calanus*, *Temora*, *Anomalocera*, *Pontella* etc. — Weder an litoralen noch an parasitischen Arten ist Leuchten bisher beobachtet worden.

Eine Vervollständigung der Liste leuchtender Copepoden-Arten möchte sich wohl erreichen lassen, wenn man die Eigenthümlichkeit des Leuchtstoffes, in ausgetrockneten Thieren seine Leuchtfähigkeit längere Zeit zu bewahren, benutzt (s. u. pag. 665). Sammler, die nicht in der Lage sind, die leuchtenden Thiere sogleich zu bestimmen oder auch nur aus dem Fange auszulesen, würden den ganzen Fang, an dem sie Leuchten wahrgenommen, etwa nach Entfernung größerer wasserreicher Thiere, auf Filtrirpapier auszubreiten, und ihn, nachdem er mehrere Stunden hindurch an der Luft gut ausgetrocknet wäre, in Gläser luftdicht zu verschließen haben. Bei der späteren Untersuchung hätte man nur die einzelnen Thiere mit Wasser zu befeuchten, um das Leuchten hervorzurufen; die Entstellung der Körperform durch das Austrocknen dürfte die Bestimmung der Arten wohl nur in seltenen Fällen unmöglich machen, da sie sich durch die Quellung im Wasser wieder einigermaßen ausgleicht.

b. Die Leuchtorgane, ihre Lage und Zahl.

Während zur Feststellung, ob ein Thier überhaupt leuchtet[1], hermetischer Lichtabschluss wünschenswerth ist, da auch geringe

[1] Handelt es sich nur hierum, so empfiehlt sich vielleicht folgendes Verfahren. Man setzt das Thier, ohne es unnöthigerweise zu reizen und seine etwaige Leuchtkraft zu erschöpfen, in ein Schälchen und überdeckt dies mit einer Tüte aus schwarzem, steifem Papier, deren unterer Rand der Tischfläche dicht anliegt und deren Spitze so abgeschnitten ist, dass der Rand der Öffnung das Auge dicht umschließt. Man sieht dann in einen durchaus dunkeln Raum und kann mit einer durch die Tüte gestochenen feinen Pipette Ammoniak etc. in das Schälchen fließen lassen oder auch den Leuchtreiz dadurch ausüben, dass man das Schälchen vor dem Bedecken auf eine erwärmte Unterlage stellt.

Mengen äußeren Lichtes an dem Chitin der Copepoden zuweilen Reflexe hervorrufen, über deren Natur man zweifelhaft sein könnte, so lässt sich das einmal constatirte Leuchten am besten im Halblicht beobachten, welches man durch einfache Vorrichtungen, ja schon durch Drehung des Mikroskopspiegels oder durch Vorhalten der Hand nach Bedürfnis verstärken oder abschwächen kann; man sieht dabei zugleich das Leuchten selber und diejenigen Organe des Thieres, von denen es ausgeht.

Man bedecke das zu untersuchende Thier derart mit dem Deckglas, dass es weder zu stark gedrückt wird, noch sich von der Stelle bewegen kann; häufig genug tritt das Leuchten schon hierbei ein, und es bieten sich nachher nur noch die schwachen Reste der Erscheinung der Beobachtung dar; bei einiger Behutsamkeit gelingt es aber, auch Thiere mit voller Leuchtkraft unter das Mikroskop zu bringen.

Das Leuchten lässt sich nun hervorrufen durch Druck auf das Deckglas, oder durch Erwärmung (bei *Pleuromma gracile* tritt es bei etwa 30° C. ein), oder durch Verdunsten des Wassers, oder durch Zusatz von destillirtem Wasser, von Ammoniak, Formol, Sublimat, Alkohol, Glycerin; bei Zusatz von Salz-, Essig- und anderen Säuren bleibt es aus. Ammoniak in nicht zu starker Lösung ruft es am sichersten hervor und eignet sich auch zur Feststellung von Lage und Zahl der Leuchtorgane darum am besten, weil es diese Organe, wenigstens bei *Pleuromma* und *Leuckartia*, deutlicher hervortreten lässt; bei *Heterochaeta* allerdings verschwinden sie augenblicklich auch bei Anwendung von ganz verdünntem Ammoniak und sind am besten an ganz frischen, ungereizten Thieren zu untersuchen.

Wenn man auf diese Weise die genannten Centropagiden-Arten unter dem Mikroskop bei schwacher Vergrößerung reizt, so sieht man bei Abblendung äußeren Lichtes an verschiedenen Stellen des Körpers leuchtende Flecke erscheinen von eher grünlicher als bläulicher Farbe; einfallendes Licht zeigt, dass dieselben ausschließlich vor den Mündungen gewisser Hautdrüsen auftreten, die sich vor den übrigen farblosen Hautdrüsen durch ihre grüngelbe Färbung auszeichnen, und deren Inhalt größtentheils aus Tropfen von derselben Farbe besteht. Gewöhnlich findet das Leuchten dicht vor den Drüsenmündungen statt, zuweilen aber werden die Leuchttropfen auch kräftiger ausgestoßen; so sah ich einmal, wie ein *Pleuromma abdominale* ♀ sie aus den Drüsen des Analsegmentes so kräftig ausspritzte, dass sie noch um die Länge des Abdomens davon entfernt leuchteten.

Die grüngelben Hautdrüsen sind bei jenen Centropagiden-Arten die einzigen Leuchtorgane; niemals habe ich das Leuchten an den gewöhnlichen Hautdrüsen oder an sonst einem Organ auftreten sehen. Diese Leuchtdrüsen, wie ich sie daher nenne, haben bei den einzelnen Arten eine constante und für die Species charakteristische Zahl und Lage, die ich zunächst für die oben genannten Arten von *Pleuromma*, *Leuckartia* und *Heterochaeta* angeben will. Für die übrigen Arten dieser Genera und von *Metridia* kann ich sie nicht angeben, da es mir leider nicht gelang, an conservirten Thieren die Leuchtdrüsen von den gewöhnlichen Hautdrüsen zu unterscheiden. Einige von den Leuchtdrüsen von *Pleuromma* und *Leuckartia* findet man auf Taf. 5 Fig. 4, 7 und 8 meiner Monographie als gelbgrüne Flecke angedeutet.

Pleuromma abdominale hat im Ganzen 18 Leuchtdrüsen. Drei, eine mediane und je eine laterale, liegen in der Stirn ziemlich nahe bei einander; ferner jederseits ein Paar in der antero-lateralen Ecke des 2. Thoraxringes (Th 2), jederseits ein Paar in den postero-lateralen Zipfeln des Analsegmentes und jederseits ein Paar im distalen Theile der Furca: endlich eine einzelne an der dem Pigmentknopfe gegenüberliegenden Stelle des 1. Thoraxringes (Th 1), und eine Drüse jederseits im Kopfe, etwa in der Höhe der Mandibeln und den Lateralrändern näher als der Mitte des Rückens. — Die Größe der Drüsen variirt je nach der Füllung; doch sind die erstgenannten, zu zweien oder dreien zusammenliegenden Drüsen die größten (0,01—0,013 mm lang), die einseitige von Th 1 und besonders die beiden in der Kopfmitte die kleinsten. Die Drüsen liegen im Allgemeinen dem Integument nahe an, nur die mittleren Kopfdrüsen stehen mehr senkrecht dazu; sie sind, wie die Hautdrüsen im Allgemeinen, birnförmig; die Stirndrüsen sind nach vorne, die Drüse von Th 1 nach hinten, die von Th 2 nach der Mitte und nach hinten, die des Analsegmentes nach hinten und seitwärts, die der Furca nach hinten gerichtet. Die beiden Öffnungen jedes Drüsenpaares im Analsegment und in der Furca liegen ganz enge bei einander, doch hat jede einzelne Drüse ihre Öffnung für sich; auch die drei Stirndrüsen münden nahe bei einander, während die Öffnungen der Drüsen jedes Paares im 2. Thoraxring wenigstens um die Länge der Drüse von einander entfernt sind. Die Stirndrüsen münden am vordern Stirnrand, die des Analsegmentes am Ende der seitlichen Zipfel, die der Furca auf der Dorsalfläche nicht weit vom Hinterrande. Die Seite, auf der die Drüse von Th 1 liegt, ist immer die dem Pigmentknopf

gegenüberliegende; in seiner Nähe befindet sich niemals eine Leuchtdrüse, und ich habe weder an ihm noch in seiner Umgebung je ein Leuchten wahrnehmen können. — Zahl und Vertheilung der Leuchtdrüsen ist bei Männchen und Weibchen dieselbe[1], und die unreifen Thiere des IV. und V. Copepodid-Stadiums stimmen mit den reifen hierin vollkommen überein. Auch von den Thieren des I. bis III. Copepodid-Stadiums konnte ich eine Anzahl lebend untersuchen; ich bin aber nicht ganz sicher, ob dieselbe genügend war, um meine Befunde über die Vertheilung ihrer Leuchtdrüsen außer allen Zweifel zu stellen. Ich vermisste bei ihnen die Drüsen in der Furca und im 2. Thorax-Segment; die übrigen fanden sich beim III. Stadium vor, während dem II. noch die Drüse von Th 1 zu fehlen und im Analsegment jederseits nur eine Drüse vorhanden zu sein schien; im I. Copepodid-Stadium fanden sich eine unpaarige Stirndrüse, die Drüsen zu beiden Seiten des Kopfes und jederseits eine Drüse im Analsegment. Jedenfalls sind sämmtliche Copepodide der Species im Besitze von Leuchtdrüsen, und wahrscheinlich leuchten auch ihre Nauplien.

In der zweiten Woche des vergangenen Januar nämlich fanden sich im Auftrieb, leider nur an einem Tage, eine große Menge leuchtender Nauplien, welche, soweit ich sie durchgesehen habe, zwei Metanauplius-Stadien derselben Species angehörten, vermuthlich dem dritt- und vorletzten (Länge 0,38 und 0,45 mm). Um zu erfahren, welches diese Species sei, isolirte ich eine Anzahl von ihnen; aber obwohl sie, zum Theil wenigstens, etwa eine Woche am Leben blieben, häutete sich doch keiner von ihnen, so dass ich über die Species nur Vermuthungen äußern kann. Die Nauplien gehören, trotz des auffälligen Baues ihres Hinterleibes, nach ihren Gliedmaaßen zu einer Gymnoplea-Species, und man wird aus ihrer Leuchtfähigkeit folgern dürfen, dass sie zu einer der leuchtenden Arten gehören, um so mehr als ihre Leuchtorgane ganz die gleichen grüngelben

[1] Einige Male habe ich in manchen der gewöhnlichen Hautdrüsen von *P. abdominale* grüngelbe Tröpfchen von etwas körnigem Aussehen bemerkt, so in den Drüsen der Außenastglieder und selbst des letzten Innenastgliedes des 2. Schwimmfußes; Leuchten habe ich jedoch an diesen Drüsen nicht wahrgenommen. Eine Abnormität fand sich bei einem unter den ziemlich zahlreichen Männchen der Species, die ich untersuchte: dasselbe hatte an der rechten Seite des 2. und 3. Thorax-Segmentes dicht an der Mitte des Lateralrandes je eine Gruppe von 4—5 kleinen grüngelben Drüsen, die ganz wie Leuchtdrüsen aussahen; doch erlaubte der Zustand des Thieres nicht, ihre Leuchtfähigkeit zu constatiren.

Hautdrüsen sind, womit diese Arten leuchten. Sie besitzen deren im Ganzen drei: eine mediane über dem rothen Auge, die vor demselben in der Mitte des Stirnrandes mündet, und jederseits eine im Kopfe, die dorsal vom Rande des Kopfschildes und zwar nicht weit von demselben entfernt in der Höhe zwischen Mandibel und erster Maxille mündet und postero-medial gerichtet ist. Die Lage dieser Drüsen weist auf *Pleuromma* hin, da *Heterochaeta* keine Stirndrüsen und *Leuckartia* keine lateralen Kopfdrüsen hat, und insbesondere auf *Pl. abdominale* wegen der medianen, bei *Pl. gracile* nicht vorhandenen Stirndrüse. Da die beiden ersten Copepodid-Stadien von *Pl. abdominale* etwa 0,7 und 0,95 mm messen, so würde die Länge der Nauplien mit ihrer Zugehörigkeit zu dieser Species ebenfalls in Einklang stehen.

Pleuromma gracile hat 17 Leuchtdrüsen, deren Vertheilung ähnlich wie bei *abdominale* ist, aber nicht ganz damit übereinstimmt. Die gleiche Lage haben bei beiden Arten die drei Drüsen in der Kopfmitte und in Th 1 und die vier Drüsenpaare im Analsegment und in der Furca. Dagegen hat *gracile* in der Stirn nicht drei Drüsen, sondern jederseits ein Paar von Drüsen; die beiden Drüsenpaare in Th 2 fehlen, und statt ihrer findet sich je eine Drüse im Basale des 2. Fußes[1]. Die letztere ist, wenn prall gefüllt, zweilappig, und liegt im 1. Basalgliede, mündet aber im zweiten nahe am proximalen und nicht weit vom innern Rande an der Vorderfläche des Gliedes. Auch bei *Pl. gracile* stimmen die Leuchtdrüsen in beiden Geschlechtern überein, und auch bei dieser Art hat der Pigmentknopf an der Leuchterscheinung keinen Antheil.

Leuckartia flavicornis ist etwas ärmer an Leuchtdrüsen als die *Pleuromma*-Arten; sie hat nur 10, deren Lage bei Männchen, Weibchen und V. Copepodid-Stadium übereinstimmt. Nämlich zwei Drüsen in der Stirn, die nicht so enge zusammen liegen wie die beiden Drüsenpaare bei *Pl. gracile*, zwei dorsale Drüsen hinter der Mitte des Kopfes, welche mit ihren proximalen Enden sich zu berühren pflegen,

[1] Es lag nahe zu untersuchen, ob die Leuchtdrüsen in Th 2 von *abdominale* und die im 2. Fuße von *gracile* bei der anderen Species jedes Mal durch gewöhnliche Hautdrüsen vertreten seien; dabei fand sich, dass bei *gracile* meistens 4 Drüsen jederseits in Th 2 vorhanden sind, welche wenigstens ungefähr die Lage haben wie die beiden Leuchtdrüsen und die beiden nahebei befindlichen gewöhnlichen Drüsen bei *abdominale*; an der Stelle von B 2 des 2. Fußes aber, wo bei *gracile* die Leuchtdrüse mündet, konnte ich bei *abdominale* keine Drüsenmündung auffinden.

und zwei etwas weiter von einander entfernte Drüsen an der Grenze zwischen dem 3. und 4. Thoraxringe, deren Mündungen schon in Th 4 liegen, während die proximalen Stücke der Drüsen noch in Th 3 hineinragen; im Analsegment und in der Furca fehlen Leuchtdrüsen. Außer diesen Rumpfdrüsen mündet noch je eine Drüse an der Vorderfläche der Endglieder der Außenäste des 3. und 4. Fußes nicht weit vom distalen Gliedrande.

Bei *Heterochaeta papilligera* sind die Leuchtdrüsen blasser gefärbt als bei *Pleuromma* und *Leuckartia*, und da sie zudem durch Ammoniak rasch entfärbt werden, sich auch beim Fange der Thiere leichter zu entleeren scheinen und meistens leer und schwer kenntlich geworden sind, ehe man die Thiere unter das Mikroskop gebracht hat, so ist es etwas schwierig, ihre Vertheilung und Zahl mit Sicherheit festzustellen; es gehört um so mehr ein reichliches Material dazu, da die Zahl der Leuchtdrüsen größer ist als bei den vorher besprochenen Arten. Es schien mir vortheilhaft, Thiere zu untersuchen, die ich schon einige Tage hindurch im Glase gehalten hatte; sie waren dann matter und schienen weniger geneigt, den Leuchtstoff schon beim Bedecken mit dem Deckglase auszustoßen.

Die Leuchtdrüsen von *Heterochaeta* unterscheiden sich von denen bei *Pleuromma* und *Leuckartia* vor allem dadurch, dass sie sämmtlich »Zwillingsdrüsen« sind, welche aus je zwei enge an einander liegenden, wiewohl deutlich von einander getrennten, und in die nämliche Öffnung mündenden Einzeldrüsen von ganz übereinstimmender Beschaffenheit bestehen[1]. Die vollkommene Selbständigkeit der Körper und die Gemeinsamkeit der Mündung der Einzeldrüsen unterscheidet diese Zwillingsdrüsen sowohl von den zweilappigen Leuchtdrüsen im 2. Fuß von *Pl. gracile* als von den Drüsenpaaren im Analsegment und in der Furca der beiden *Pleuromma*-Arten.

Solcher leuchtenden Zwillingsdrüsen besitzt *H. papilligera* folgende — im Rumpfe: 1) zwei Paar dorsale im Kopfe; die beiden Zwillingsdrüsen des vorderen Paares liegen weit von der Mitte des Rückens entfernt, nahe am Lateralrande, dorsal von der Gegend zwischen der 1. und 2. Maxille; die des hinteren Paares liegen nahe bei einander in der Mitte des Rückens nicht weit von dem hinteren Kopfrande; 2) drei jederseits im Analsegment; ihre Mündungen

[1] Die gewöhnlichen hellen Hautdrüsen von *H.* scheinen keine Zwillingsdrüsen zu sein, sicher nicht die in den Außenästen der Schwimmfüße.

liegen an den Lateralflächen des Segmentes, aber eine mehr ventral, eine mehr dorsal; 3) eine in jedem Furcalzweig, wo sie nicht wie bei *Pleuromma* dorsal, sondern ventral, und vom Hinterrande weiter als dort entfernt mündet; — in den Gliedmaaßen: 1) drei in dem langen Basalgliede jeder der vorderen Antennen, dem Vorderrande näher als dem Hinterrande; ihre Mündungen befinden sich auf der Dorsalfläche des Gliedes; 2) zwei im distalen Theile jeder hinteren Maxille (vorderen Maxillipeden), von denen die eine zwischen L 4 und Ri, die andere in L 5 liegt (vergl. Mon. Taf. 20 Fig. 15); 3) zwei oder drei in jedem Re 3 des 2., 3. und 4. Schwimmfußes, dem Innenrande näher als dem Außenrande, mit den Mündungen an der vorderen Gliedfläche; drei konnte ich mit Sicherheit im 3. Fuße erkennen, wo ihre Mündungen proximal von der St und gegenüber den Ansatzstellen der beiden distalen Si liegen; im 2. und 4. Fuße schienen mir nur je zwei vorhanden zu sein. — Es sind also, auch hier in beiden Geschlechtern, mindestens 36 leuchtende Zwillingsdrüsen vorhanden, von denen 12 dem Rumpfe angehören.

Dass auch *Metridia* vermittelst Leuchtdrüsen leuchtet, wird man auf Grund der nahen Verwandtschaft zwischen *Metridia* und *Pleuromma* mit Sicherheit behaupten dürfen; ich möchte sogar aus Vanhöffen's Bemerkung, dass bei *M. longa* Kopf und Abdomen besonders stark leuchteten, auf einige Ähnlichkeit in der Vertheilung der Leuchtdrüsen schließen und annehmen, dass auch bei *Metridia* in Stirn, Analsegment und Furca deren mehr vorhanden sind als an anderen Punkten des Körpers. Zwar sagt Dahl im Widerspruch mit dieser Annahme: »bei der Gattung *Metridia* ist nachgewiesen, dass die Leuchtmasse noch nicht bestimmt localisirt ist«; aber ich kann diesen Nachweis in den oben (pag. 650 ff.) vollständig citirten Bemerkungen über das Leuchten von *Metridia* durchaus nicht finden, wie mir denn überhaupt kein Metazoon bekannt ist, dessen Leuchtfähigkeit nicht an bestimmte Organe gebunden wäre.

Ein ganz anderes und sehr eigenthümliches Aussehen haben die Leuchtdrüsen von *Oncaea conifera*. Ihre Form ist unregelmäßig; auf einen kurzen Ausführgang folgt ein bei den Drüsen des Kopfes meistens kugelförmiger, bei denen des Abdomens mehr gestreckter, dickerer Abschnitt, welcher am proximalen Ende in einen zuweilen verzweigten Strang ausläuft. Ihre Größe variirt je nach der Füllung mit Secret; durchschnittlich sind sie relativ viel größer als bei den Centropagiden; die Drüsen z. B., welche am Hinterrande des Analsegmentes münden, können mit ihrem proximalen Ausläufer fast den Hinterrand des 2.

Abdomen-Segmentes (Ab 3) erreichen. Auch ihr Inhalt sieht ganz anders aus als der der Leuchtdrüsen der Centropagiden; er besteht nicht aus klaren Tröpfchen, sondern aus einer leicht trüben, feinkörnigen Masse. Endlich ist auch die Farbe, in welcher das Leuchtsecret von *O. conifera* phosphorescirt, nicht wie bei den Centropagiden grünlich, sondern, wie bei den *Euphausia*-Larven, entschieden blau. Bei *O. mediterranea* etc. finden sich Hautdrüsen von solchem Aussehen nicht.

Während bei den Centropagiden nur ein kleiner Theil der Hautdrüsen in Leuchtdrüsen umgewandelt ist, leuchtet bei *O. conifera* das Secret sämmtlicher Hautdrüsen, welche überhaupt auf dem Rücken und an den Seiten des Vorderkörpers und im Abdomen vorhanden sind (die Drüsen der Gliedmaaßen dagegen leuchten nicht); ich habe hier keine Hautdrüse finden können, die nicht die oben angeführten Merkmale aufwiese, und das bei Reizung mit Ammoniak überall am Rumpfe aufzuckende blaue Licht lässt schon erkennen, dass die Leuchtdrüsen über seine ganze Fläche verstreut sind, und dass ihre Zahl sehr groß sein muss. Am Kopf des Weibchens sind deren wenigstens 30 vorhanden, welche wie die der übrigen Segmente symmetrisch vertheilt sind; ihre genaue Zahl (im Ganzen kaum unter 70) und Vertheilung kann ich indessen nur für das weibliche Abdomen angeben; hier münden sie auf den Seitenflächen der Segmente, und zwar jederseits 2 im hinteren Theil des Genitalsegmentes (Ab 1∼2), jederseits 2 im folgenden Segment (Ab 3) und jederseits 2 vordere und 2 hintere im Analsegment (Ab 5), von denen die hinteren beiden dicht am hinteren Segmentrande münden; in jedem Segment sind die Mündungen so vertheilt, dass eine mehr dorsal, eine mehr ventral liegt. Noch mit größerer Sicherheit als an den Segmenten des Vorderkörpers kann man sich an denen des Abdomens überzeugen, dass außer diesen Leuchtdrüsen keine Hautdrüse darin vorhanden ist. Die Leuchtdrüsen der Männchen haben dasselbe Aussehen wie die der Weibchen, doch ist ihre Zahl geringer.

c. Experimentelle Untersuchung des Leuchtvorganges.

Die oben aufgezählten Centropagiden-Arten sind in verschiedenem Grade empfindlich gegen Reize: *Heterochaeta papilligera* antwortet meistens durch völlige Entleerung sämmtlicher Leuchtdrüsen, so dass es zur bloßen Feststellung der Lage und Zahl ihrer Drüsen einer großen Zahl von Individuen bedarf; unter den zu *Pleuromma* und *Leuckartia* gehörigen Thieren dagegen findet man selten eines, welches trotz

aller beim Fange und der bei der Präparation zur mikroskopischen Beobachtung mit ihm vorgenommenen Manipulationen sämmtliche Drüsen völlig entleert hätte; im Gegentheil bleiben bei einiger Vorsicht die meisten davon wenigstens theilweise gefüllt; so eignen sich diese Species besser zu Experimenten, und daher sind im Folgenden, wenn nicht andere Arten genannt sind, unter leuchtenden Copepoden besonders *Pleuromma gracile* und *Leuckartia flavicornis* zu verstehen.

Wenn man diese Thiere unter den im vorigen Abschnitt angeführten Bedingungen reizt und dabei regelmäßig beobachtet, dass das Leuchten vor den Mündungen der grüngelben Drüsen auftritt und stets mit einer Verminderung ihres Inhaltes verbunden ist, so überzeugt man sich alsbald von der für das Verständnis des Leuchtvorganges grundlegenden Thatsache, dass der Leuchtstoff das Secret der Leuchtdrüsen ist und erst dann zu leuchten beginnt, wenn er aus den Drüsen austritt. Die hieraus sich ergebende Folgerung, dass der Leuchtstoff erst durch Berührung mit dem umgebenden Medium leuchtend wird, bestätigt sich dadurch, dass der Drüseninhalt frisch getöteter Thiere erst nach Zerreißung der Drüsen aufleuchtet, und auch dadurch, dass bei Thieren, die man, wie weiter unter angegeben, ausgetrocknet oder in Glycerin entwässert hat, und dann von neuen in Wasser bringt, das Secret auch innerhalb der Drüsen leuchten kann, wenn es nämlich nicht aus der Mündung herausquillt, sondern Wasser in die Drüse durch die Mündung oder durch Endosmose eindringt.

Das Secret der Leuchtdrüsen besteht, wie oben angegeben, aus durchsichtigen, grüngelben Tropfen, und ich will hier noch hervorheben, dass dieselben durchaus homogen sind und keinerlei Structur zeigen; sie unterscheiden sich von den Secrettropfen der farblosen Hautdrüsen nur durch ihre Färbung, und man wird daher in dem Stoffe, der ihnen diese Färbung verleiht, den Träger ihrer Leuchtfähigkeit zu suchen haben; das Aussehen der Leuchttröpfchen bietet für die Ansicht, dass sie etwas anderes wären als lebloses Secret und etwa noch lebendes Protoplasma enthielten, nicht den mindesten Anhalt. Diese Ansicht wird außerdem dadurch widerlegt, dass das Secret nach dem Tode des Thieres seine Leuchtfähigkeit bewahrt: in halbprocentiger Salzsäurelösung noch einige Minuten, in schwacher Formol- oder Ammoniaklösung noch etwa eine Stunde, in Glycerin bis gegen 10 Stunden, ja, an Thieren, die ich an der Luft austrocknen ließ, konnte ich das Leuchten noch nach 3 Wochen hervorrufen, so dass man wohl annehmen kann, dass das Leuchtsecret

seine Leuchtfähigkeit unbegrenzte Zeit bewahrt, sofern man es vor Feuchtigkeit schützt.

Wenn die Secrettropfen aus den Leuchtdrüsen austreten, sei es dass das Thier sie selbst entleert[1], oder (was für die Beobachtung sich besser eignet) dass man die Entleerung an dem frisch getöteten Thiere durch sanften Druck oder durch Erwärmung oder an Glycerinthieren durch Quellung (s. u.) bewirkt, so lösen sie sich meistens sofort auf und theilen zuweilen der Umgebung der Drüsenmündung eine schnell verblassende grünliche Färbung mit. Geht die Entleerung nicht zu rasch vor sich, so sieht man bei Abblendung äußeren Lichtes zunächst an der Drüsenmündung einen leuchtenden Punkt entstehen, der sich dann zu einem Kreise erweitert, und da derselbe nur an seiner Peripherie leuchtet, so hat man einen neuen Beweis dafür, dass der Contact des Secretes mit dem umgebenden Medium eine Bedingung für das Leuchten ist. Auch wenn man das Thier zerquetscht und der Inhalt der Drüsen sich dabei mit der ausgepressten Masse mischt, so wird man meistens nur am freien Rande derselben das Leuchten wahrnehmen.

Aus alledem geht hervor, dass der auf die Leuchtthiere ausgeübte Reiz nicht unmittelbar das Leuchten, sondern nur die Entleerung der Leuchtdrüsen veranlasst, dass das Leuchten nicht an dem lebenden Protoplasma der Drüsenzelle, sondern an dem von ihr produzirten toten Secret auftritt, und dass es eine Begleiterscheinung der Einwirkung ist, welche das Leuchtsecret von dem umgebenden Medium erfährt.

Das zuletzt angeführte Ergebnis führt zu der weiteren Frage: welcher Bestandtheil des umgebenden Mediums bringt das Secret zum Leuchten? ist derselbe einer von den allgemeinen Bestandtheilen des Meerwassers oder wird er etwa von den Thieren selbst geliefert?

Ich erwähnte oben, dass man die lebenden Thiere durch Zusatz von Ammoniak und von einigen neutral reagirenden Stoffen zum Leuchten bringen kann, dass dagegen bei Zusatz von Chlorwasserstoff- und anderen Säuren das Leuchten ausbleibt. Danach könnte

---

[1] Auf welche Weise das geschieht, kann ich nicht mit Sicherheit angeben; aber da eine besondere Drüsenmuskulatur nicht wahrzunehmen war, die willkürliche, ruckweise Entleerung der Leuchtdrüsen aber ohne Mithilfe von Muskeln nicht erklärlich ist, so ist anzunehmen, dass Muskelcontractionen eine Verengung der Leibeshöhle bewirken, und das Blut den Druck auf die Drüsen fortpflanzt.

man annehmen, dass zu den Factoren, die das Secret zum Leuchten bringen, das im normalen Meerwasser gelöste Ammoniak gehöre. Gleichwohl wäre diese Annahme falsch. Denn man kann bei einiger Vergrößerung leicht erkennen, dass die Leuchtdrüsen bei Zutritt von Ammoniakwasser sich entleeren, dass aber bei Zutritt einer $^1/_2$- bis 1-prozentigen Salzsäurelösung ihr Secret nicht austritt. Schon dies lässt vermuthen, dass das Auftreten oder Ausbleiben des Leuchtens nicht in der Verschiedenheit der chemischen Wirkung von Ammoniak oder Salzsäure auf das Leuchtsecret seinen Grund habe, sondern vielmehr darin, dass die Thiere durch Ammoniak zur Entleerung der Leuchtdrüsen gereizt, durch Salzsäure aber nicht dazu gereizt oder sogar daran verhindert werden. Die Richtigkeit dieser Vermuthung lässt sich nun beweisen, indem man Thiere, welche so lange in der Salzsäure-Lösung gelegen haben, bis ihre Gewebe trübe geworden und also von der Säure angegriffen sind, in der Lösung mit Nadeln zerreißt oder mit dem Deckglase zerquetscht oder auch erwärmt; sie leuchten dann noch eben so gut wie in Ammoniakwasser. Auch wenn man die Thiere lebend in erwärmte Salzsäurelösung (in Aq. dest.) bringt, so überwiegt gewöhnlich der Reiz, den die erhöhte Temperatur auf die Thiere ausübt, das von der Säure etwa hervorgebrachte Hindernis für die Entleerung der Drüsen, so dass das Leuchten auftritt. — Auch in einer Lösung von Glycerin in etwa 5 Theilen Aq. dest., worin die Thiere nach etwa $^1/_4$ Stunde absterben, entleert sich später durch sanften Druck das Secret unter Leuchten.

Hierdurch ist bewiesen, dass es weder das im Meerwasser gelöste Ammoniak noch die in demselben gelösten Salze sein können, unter deren Einwirkung das ausgetretene Secret der Leuchtdrüsen aufleuchtet.

Um nun zu prüfen, ob vielleicht der im Meerwasser vorhandene freie Sauerstoff zu den chemischen Bedingungen für das Auftreten des Leuchtens gehöre, wiederholte ich die eben erwähnten Versuche mit Lösungen von Salzsäure und Glycerin, die ich vorher längere Zeit ausgekocht hatte. Auch dabei trat das Leuchten unter den genannten Bedingungen auf.

Ist somit erwiesen, dass alle Bestandtheile des Meerwassers mit einziger Ausnahme des Wassers beim Leuchten unbetheiligt sind, so bietet der folgende Versuch einen positiven Beweis für die Nothwendigkeit der Gegenwart von Wasser. Wenn man die Thiere lebend in concentrirtes Glycerin bringt, worin sie sich nach anfänglicher Trübung ihrer Gewebe alsbald durch Entwässerung wieder aufhellen,

so leuchten sie nicht, wenn man sie in dem Glycerin zerreißt, zerquetscht oder erwärmt; sobald man aber zu den Stücken oder auch zu den unverletzten Thieren etwas Wasser fließen lässt, so tritt das Leuchten in voller Stärke wieder auf; jedoch bewahrt das Leuchtsecret seine Leuchtfähigkeit im Glycerin höchstens 10 Stunden. Ein analoger Versuch, von dem bereits (oben pag. 654) die Rede war, ist der schon von Panceri, Dubois u. A. angestellte, nämlich die Thiere durch Austrocknen zu entwässern. Ich brachte sie lebend auf Filtrirpapier und ließ sie, nachdem sie von allem anhaftenden Wasser befreit waren, in einer Glasschale mehrere Stunden hindurch an der Luft austrocknen; das Ergebnis war das nämliche: zerrissen oder zerquetscht leuchteten die Thiere nicht, sondern stets erst bei Berührung mit Wasser, und zwar ließ sich das Leuchten, wie oben erwähnt, noch nach 3 Wochen hervorrufen[1]. Dagegen führt Entwässerung durch absoluten Alkohol nicht zum Ziel; vielmehr büßt das Leuchtsecret seine Leuchtfähigkeit darin sofort und auf immer ein.

Obwohl die Berührung mit Wasser die einzige bisher gefundene Conditio sine qua non für das Aufleuchten des Secretes der Leuchtdrüsen ist, so zeigte sich andererseits, dass das Eintreten der Erscheinung von der Menge der in dem angewandten Wasser gelösten Stoffe abhängig ist: nur wenn diese ein gewisses Maximum nicht überschreitet, leuchtet das Secret auf. Eine genauere Feststellung dieses Maximums für verschiedene Stoffe habe ich nicht ausgeführt; jedoch fand ich, dass das Leuchten vorher ausgetrockneter Thiere in einer Mischung von 1 Theil Glycerin mit 2 Theilen Aq. dest. noch auftritt, in einer Mischung zu gleichen Theilen schon ausbleibt, und dass es in einer concentrirten Kochsalzlösung nur noch ganz geringe Kraft besitzt; in Chlorcalciumlösungen scheint das Maximum tiefer zu liegen, da ich das Leuchten mit einer 30prozentigen Lösung nicht mehr hervorrufen konnte, während es in einer 25prozentigen sich einzustellen begann. Die Erklärung hiervon bietet vielleicht die Annahme, dass die Einwirkung des Wassers auf das Leuchtsecret mit einer gwissen Schnelligkeit verlaufen muss, um von Leuchten begleitet zu sein, und dass diese Schnelligkeit von der Menge der im Wasser gelösten Stoffe abhängt.

Wenn sich nun auch ergeben hat, dass von den Bestand-

[1] Die lange Haltbarkeit des Leuchtstoffes in den ausgetrockneten Thieren eröffnet Chemikern vielleicht die Möglichkeit, denselben in einer für die Analyse ausreichenden Menge zu extrahiren.

theilen des Meerwassers ausschließlich das Wasser das Secret der Leuchtdrüsen zum Leuchten bringt, so ist durch die angeführten Versuche doch noch nicht die Betheiligung eines zweiten, von den Thieren selbst dem Wasser beigemengten Stoffes ausgeschlossen. Es wäre wohl denkbar, dass das Leuchten die Begleiterscheinung eines chemischen Vorganges wäre, der sich zwischen dem Secret der Leuchtdrüsen und demjenigen der übrigen, gewöhnlichen Hautdrüsen abspielte[1], und dass das Wasser nur ein Vehikel für diesen Vorgang wäre.

Zunächst scheint einiges für diese Annahme zu sprechen. Die leuchtenden Centropagiden haben so viele farblose Hautdrüsen, dass es in der Nachbarschaft der Leuchtdrüsen immer einige giebt, die ihr Secret mit dem der Leuchtdrüsen bei der Entleerung mischen können. In zwei Fällen ließe sich sogar eine engere Beziehung zwischen je einer grüngelben und einer farblosen Drüse aus ihrer Lage folgern; nämlich im 2. Thorax-Segment von *Pl. abdominale* liegen jederseits zwei farblose Drüsen mit den beiden farbigen so zusammen, dass je eine Drüse der einen Art mit einer der anderen Art zu einem Paare vereinigt zu sein scheint, und in den Schwimmfüßen (zuweilen schien mir auch im Rumpfe) von *Leuckartia* vereinigen sich je eine farblose und eine grüngelbe Drüse zu einer Zwillingsdrüse, indem sie in dieselbe Öffnung münden.

Gleichwohl ist die Annahme von einer Cooperation der farblosen mit den gefärbten Drüsen nicht haltbar.

Ich kann nicht mit Bestimmtheit sagen, wie die Entleerung der farblosen Drüsen vor sich geht; aber es ist anzunehmen, dass dieselben sich entweder, gleich den Leuchtdrüsen, ruckweise und, im Fall sie mit diesen gemeinsam das Leuchten verursachen, auch gleichzeitig mit ihnen und auf die gleichen Reize hin entleeren, oder aber dass ihr Secret nach und nach heraussickert. Bei dem ersten Modus würden wir an denjenigen farblosen und farbigen Drüsen, die in die gleiche Öffnung oder dicht neben einander münden, einen Parallelismus in der Entleerung beobachten müssen, und bei

[1] Die Anordnung einiger Leuchtdrüsen von *Pleuromma* und *Leuckartia* zu Paaren und besonders die Zwillings-Leuchtdrüsen von *Heterochaeta* könnten auch die Vermuthung entstehen lassen, dass die Secrete der Einzeldrüsen jedes Paares und jeder Zwillingsdrüse sich mischen müssten, um das Leuchten hervorzubringen. Indessen entzieht das identische Aussehen der Einzeldrüsen jedes Paares und jeder Zwillingsdrüse dieser Vermuthung den Boden, wie sie ja auch durch die Existenz vereinzelt liegender Leuchtdrüsen schon widerlegt ist.

denjenigen Leuchtdrüsen, in deren nächstem Umkreis sich keine farblose Drüse findet, würde das Leuchten nicht unmittelbar an ihrer Öffnung, sondern zwischen derselben und derjenigen der nächstliegenden farblosen Hautdrüse auftreten müssen. Aber weder an den Zwillingsdrüsen in den Füßen von *Leuckartia* noch an den Leuchtdrüsen im Analsegment und in der Furca und den dazwischen liegenden farblosen Hautdrüsen (eine mündet dicht vor der Ansatzstelle der Außenrandborste der Furca und eine kleinere zwischen dieser und dem Hinterrande) von *Pleuromma* habe ich einen derartigen Parallelismus zu entdecken vermocht, und habe das Leuchten, wenn es für die Beobachtung langsam genug verlief, stets dicht vor der Mündung der Leuchtdrüsen beginnen sehen. Will man dagegen annehmen, dass das Secret aus den farblosen Hautdrüsen allmählich austrete und etwa die das Thier umgebende Wasserschicht mit seinen löslichen Bestandtheilen imprägnire, so dass das Leuchtsecret bei seinem Austritt es überall vorfände, so wird auch unter dieser Voraussetzung die Betheiligung des farblosen Secretes an dem Leuchtvorgange durch folgenden Versuch als ausgeschlossen zu betrachten sein. Ich reinigte die Thiere (*Pleuromma*) von allen löslichen Bestandtheilen des sie umgebenden Mediums dadurch, dass ich sie in mehrmals erneuertem verdünnten Glycerin abspülte; da das Leuchten auch an diesen Thieren auf Druck oder Erwärmung wiederum stets nur dicht vor der Mündung der Leuchtdrüsen entstand, und sich öfters der zuerst aufgetretene leuchtende Punkt zu einem regelmäßig kreisförmigen Lichthof erweiterte, so konnte diese Erscheinung nur auf die Mitwirkung eines überall gleichmäßig vorhandenen Factors, eben des umgebenden Wassers, nicht aber auf einen von vereinzelten Punkten zufließenden Stoff zurückgeführt werden; besonders nicht, wenn solch ein Lichthof an den Drüsen am Hinterrande der Furca auftrat, deren Secret nur aus einer Richtung her mit dem der farblosen Drüsen in Berührung kommen konnte.

Die so aus Versuchen an den Centropagiden-Arten gewonnene Ansicht, dass das Secret der farblosen Hautdrüsen an dem Leuchtvorgang keinen Antheil hat, wird dadurch bestätigt, dass bei *Oncaea conifera* sämmtliche Hautdrüsen, die sich an der Rücken- und den Seitenflächen des Vorderkörpers und am Abdomen finden, leuchtendes Secret absondern, und hier die zweite Gattung der nichtleuchtenden Hautdrüsen nur in den Füßen vorhanden ist, wo sie schon wegen ihrer Lage nicht gut bei dem Leuchtvorgang mitwirken können.

So komme ich zu dem Ergebnis, dass die beiden einzigen Factoren, durch deren Zusammenwirken das Leuchten bei den Copepoden entsteht, das Secret der Leuchtdrüsen und das in dem umgebenden Medium enthaltene Wasser sind.

Ist nun der zwischen diesen beiden Factoren sich abspielende und von Leuchten begleitete Vorgang chemischer oder physikalischer Natur?

Je mehr ich durch meine Versuche die Mitwirkung des umgebenden Mediums auf das darin enthaltene Wasser beschränkt sah, um so wahrscheinlicher wurde mir die physikalische Natur des Leuchtvorgangs; da aber mein Bemühen, den einzigen zuweilen von Leuchten begleiteten physikalischen Process, an den man hier denken könnte, die Krystallbildung, an dem austretenden Leuchtsecret zu entdecken, ganz vergeblich war, so blieb doch nichts übrig, als einen chemischen Process anzunehmen. Enthält nun etwa das Leuchtsecret einen Stoff, der gleich dem Kalium das Wasser unter Lichtentwicklung zersetzt? oder soll man annehmen, dass in dem Leuchtsecret zwei Stoffe vorhanden sind, die erst durch den Contact mit Wasser fähig werden, auf einander unter Leuchten zu reagiren? — Die Beantwortung solcher Fragen muss ich Chemikern überlassen und mich damit begnügen, das Leuchten der Copepoden aus dem physiologischen in das rein chemische Gebiet verwiesen und die äußeren Bedingungen, unter denen es actuell wird, auf die Gegenwart von Wasser beschränkt zu haben.

C. Allgemeine Betrachtungen über die Phosphorescenz der Thiere.

Bei den im vorigen Kapitel mitgetheilten Untersuchungen leitete mich die Absicht, zur Lösung hauptsächlich folgender Fragen Material zu liefern: Ist der Leuchtstoff lebendes Protoplasma oder ein totes Product desselben? Anders gesagt: ist das Leuchten des Leuchtstoffes ein physiologischer Vorgang gleichwie Contraction, Assimilation und andere Vorgänge, die ausschließlich an lebendem Protoplasma auftreten, oder steht das Leuchten in keinem directen Zusammenhang mit der Thätigkeit von lebender Materie, und ist nur die Begleiterscheinung eines rein chemischen oder physikalischen Processes, für dessen Zustandekommen zwar durch physiologische Vorgänge die Bedingungen geschaffen werden, der aber selber nicht physiologisch ist? Wenn diese Frage sich in dem letzteren

Sinne entscheidet, welches sind dann die Bedingungen, die den von Leuchten begleiteten chemischen oder physikalischen Process ermöglichen, d. h. durch welche physiologischen Vorgänge entsteht der Leuchtstoff und durch welche andere wird er in die für sein Aufleuchten erforderlichen Umstände versetzt? endlich, welcher Art ist der physikalische oder chemische Process selbst, der sich dem Auge durch Lichtentwicklung kundgiebt?

In diesem Kapitel möchte ich nun die oben gewonnenen Ergebnisse zusammen mit denen früherer Bearbeiter des Gegenstandes[1] zur Erörterung der angeführten Fragen benutzen. Zur Beantwortung einer weiteren Frage, der nach dem Bau und der morphologischen Bedeutung der so mannigfaltig gebauten Leuchtorgane und ihrer Theile, schien mir bei Durchsicht der Literatur noch nicht genügendes Material vorzuliegen; denn so eingehend wir auch über diese Organe bei Insecten und Euphausiiden unterrichtet sind, so haben sie doch bei vielen anderen Leuchtthieren, besonders bei den marinen, einen mit hinlänglichen anatomischen und histologischen Kenntnissen ausgerüsteten Bearbeiter noch nicht gefunden.

Wenn man über einige Eigenschaften einer weit verbreiteten Erscheinung bei einer einzelnen Thiergruppe ins Klare gekommen zu sein glaubt, so ist man leicht versucht, die gewonnenen Ergebnisse für diese Erscheinung, wo immer sie auftritt, als giltig zu betrachten, wenigstens soweit die Ergebnisse wesentliche Punkte betreffen. Als ein wesentliches Merkmal des Leuchtens der Copepoden aber wird man es vor Allem ansehen dürfen, dass es keine directe Bethätigung lebenden Plasmas, sondern die Begleiterscheinung einer Veränderung an totem Secrete ist, und man wird daher ungern und nur gegenüber unwiderleglichen Gründen sich dazu verstehen, die Vorstellung von der Allgemeingiltigkeit dieses Merkmals aufzugeben. Indessen verringert sich in diesem Falle die Gefahr einer vorschnellen Verallgemeinerung dadurch, dass die Idee, das Leuchten der Thiere und Pflanzen sei eine vitale Manifestation ihres Plasmas, von hervorragenden Forschern vertreten wird und sich gegen vereinzelte Einwände bisher siegreich behauptet hat. So vergleicht Kölliker, wie vor ihm Ehrenberg und Quatrefages (1843), das Leuchten mit der Bildung von Electricität in den electrischen Organen

[1] Literaturangaben findet man besonders in den weiter unten citirten Arbeiten von Quatrefages und Pflüger, dann bei R. Dittrich, Über das Leuchten der Thiere. Gymnasial-Programm Breslau 1888.

der Fische; Pflüger, dem Krukenberg beipflichtet, spricht von leuchtender Respiration, und bei Dubois klingt Carus' naturphilosophische Auffassung des Leuchtens nach, wenn er ausruft: »que ses rayons sont pour ainsi dire ceux de la vie elle-même«! — Wer also in dem Leuchten der Thiere nur einen »banalen« chemischen Process sehen und es, von einer anderen Seite betrachtet, etwa mit der Fähigkeit der Sepien, ihre Umgebung durch ausgespritzten Farbstoff zu verdunkeln, oder der Chingas, die Luft um sich her durch Stinkstoffe zu verpesten, auf die gleiche Stufe setzen will, der findet sich durch die gegentheilige Ansicht angesehener Forscher alsbald dazu genöthigt, die allgemeine Anwendbarkeit seiner leider etwas prosaischen Vorstellung vom Leuchten der Thiere vorsichtigst zu prüfen.

Die Frage nach der Vitalität des Leuchtvorganges (wenn der Ausdruck erlaubt ist), wird, soweit ich sehe, zum ersten Male von Quatrefages[1] gestellt und dahin beantwortet (pag. 250), dass es zwei Arten des Leuchtens gäbe, eine, bei der ein Leuchtstoff vom ganzen Körper oder von besonderen Organen secernirt und durch Verbrennung leuchtend werde, und eine zweite, bei der das Leuchten keine Verbrennung, sondern ein »acte vital« sei, unabhängig von irgend welcher »sécrétion matérielle«; erstere Art finde sich bei den Insecten, letztere bei Anneliden, Ophiuren, *Noctiluca*. Diese Unterscheidung ist insofern auffällig, als man erwarten sollte, dass den Zweifel an der Vitalität des Leuchtens zum ersten Male solche Thiere hätten erregen sollen, welche die Leuchtstoffe ausstoßen, also etwa die von Quatrefages selbst untersuchten Anneliden, nicht aber die Insecten, bei denen das Leuchten innerhalb des Körpers sich abspielt. Quatrefages begründete seine Unterscheidung nicht hinlänglich; er stützte sich hauptsächlich auf die Beobachtung, dass Insecten zum Leuchten Sauerstoff brauchen, *Noctiluca* aber nicht; so war es leicht, seine Ansicht mit dem Hinweis auf den vitalen Vorgang der Respiration zurückzuweisen.

Indessen, wenn auch nicht erwiesen, so war hier doch ein Unterschied aufgestellt worden, der von allen späteren Forschern Berücksichtigung verdient hätte: der Unterschied zwischen dem Leuchtstoff selbst und dem ihn produzirenden Plasma; es war in dem Leuchtvorgang ein physiologischer, die Production des Leuchtstoffes,

[1] A. de Quatrefages, Mémoire sur la phosphorescence de quelques Invertébrés marins. in: Ann. Sc. N. (3) Tome 14 1850 pag. 236—281.

und ein chemischer Process, die Oxydation, unterschieden worden. Und so durfte Kölliker[1] aus seiner Beobachtung, dass Nervenreize *Lampyris* zum Leuchten veranlassen, nervenschädigende Mittel dasselbe aber herabsetzen oder unterdrücken, nicht einfach schließen: also sind »Leuchtorgane nervöse Apparate«, analog den electrischen Organen der Fische, sondern nur der Schluss wäre erlaubt gewesen, dass die Leuchtorgane und die Production von Leuchtstoff in ihnen unter dem Einfluss des Nervensystems stehen.

Die von Quatrefages angeregte Unterscheidung prüfte Owsjannikow[2], dessen Arbeiten mir leider nicht zugänglich sind, experimentell bei Leuchtkäfern, und da er fand, dass ihre vom Körper abgetrennten Leuchtorgane noch bis 78 Stunden hindurch fortleuchteten, und dass ihr Leuchten auch in starken Lösungen gewisser organischer Gifte noch $1^1/_2$ Stunden lang so kräftig war, wie in indifferenten Flüssigkeiten, so schloss er, dass nicht lebendes Protoplasma leuchte, welches unter solchen Umständen sein Leben ja nicht bewahren könne, sondern ein von den Leuchtzellen produzirter toter Stoff: »sowie die Epithelzellen der Drüsen dieses oder jenes Secret produziren, so produziren diese Zellen eine leuchtende Substanz«.

Einen ähnlichen Schluss hätte Panceri[3], der eine Reihe mariner Leuchtthiere untersuchte, noch mit größerem Recht aus seinen Versuchen an *Pholas* und *Phyllirhoë* ziehen können; denn diese Thiere leuchteten, nachdem sie bis zu 10 Tagen trocken gelegen hatten, nach Wiederanfeuchtung. Aber Panceri erörtert die Frage nicht, und es ist nicht klar, ob er die Fettbläschen, die er bei den meisten von ihm untersuchten Thieren vorfand, für secernirtes Fett oder für fetthaltige Zellen hält; immerhin erklärt er für *Phyllirhoë*, wo er den Leuchtstoff in Nervenzellen vorfand, dass derselbe nicht Nervenmasse, sondern dieser nur assoziirt sei.

Freilich sah Pflüger[4] in solchen und ähnlichen Experimenten,

---

[1] Kölliker, Über die Leuchtorgane von *Lampyris*. in: Verh. Physik. Med. Ges. Würzburg 8. Bd. 1858 pag. 217—224.

[2] Ph. Owsjannikow, Über das Leuchten der Larven von *Lampyris noctiuca*. in.: Bull. Acad. Pétersbourg Tome 7 pag. 55—61. — Ein Beitrag zur Kenntnis der Leuchtorgane der *Lampyris noctiluca*. in: Mém. Acad. Pétersbourg Tome 11 1867 No. 17.

[3] P. Panceri, Études sur la phosphorescence des animaux marins. in: Ann. Sc. N. (5) Tome 16 1872 Art. No. 8 1 Taf.

[4] E. Pflüger, Beiträge zur Lehre von der Respiration. I. Über die physiologische Verbrennung in den lebendigen Organismen. §. 5. Die Phosphores-

aus welchen eine gewisse Unabhängigkeit des Leuchtens von dem Leben des leuchtenden Organismus und seiner Leuchtorgane hervorzugehen schien, keine Widerlegung seiner Ansicht, dass die Leuchtmaterie »lebendig und reizbar« sei. »Denn selbst ein ausgeschnittenes Herz schlägt lange weiter, und das abgeschnittene Bein eines Frosches behält sein Leben in kühler Temperatur für viele Tage. Ja, die lange sich erhaltende Reizbarkeit ausgeschnittener Stücke von Nerven, die nur Zellenfragmenten gleichwerthig sind, zeigt uns, dass auch Partikel von Zellen noch eine Zeitlang zu leben fortfahren, wenn sie auch die natürliche Verbindung mit dem zugehörigen Organismus aufgegeben haben« (pag. 285). Als positiven Beweis für die Richtigkeit seiner Ansicht führt Pflüger eine Menge Beobachtungen aus der Literatur an, aus welchen hervorgehe, dass die Leuchtmaterie reizbar sei, dass sie latente Reiz- und Erschöpfungs-Zustände zeige, dass sie vergiftbar und durch eiweißcoagulirende Agentien und hohe Temperaturen vernichtbar sei. »Da somit die Reizbarkeit bewiesen ist, so ist auch gezeigt, dass die leuchtende Substanz lebendige Materie ist. Denn die Reizbarkeit ist die erste und wichtigste Funktion der lebendigen Materie«. — Der Schluss wäre zwingend (wiewohl ihn Radziszewski nicht anerkennt), wäre nur der Vordersatz richtig. Aber Alles, was Pflüger anführt, beweist nur, dass die Leuchtthiere, wohl auch ihre Leuchtorgane, reizbar sind; aber nichts von Allem beweist auch nur im entferntesten, dass die Leuchtmaterie selbst reizbar ist — mit ebensoviel Recht könnte man aus der Reizbarkeit einer beliebigen Drüse schließen, dass ihr Secret lebendige Materie sei. Der Fehlschluss Pflüger's war die Folge der Nichtbeachtung der von Quatrefages angeregten, von Owsjannikow bestimmter formulirten Unterscheidung zwischen Leuchtmaterie und dem sie hervorbringenden Plasma, und wohl auch die Folge des Wunsches, die Leuchtzellen unter den fortwährend in Brand stehenden thierischen Zellen als diejenigen auftreten zu lassen, bei denen dieser Brand durch Lichtentwicklung seine Existenz unmittelbar dem Auge demonstrirt.

Wie Pflüger aus der vermeintlichen Reizbarkeit des Leuchtstoffes seine Lebendigkeit folgert, so hält auch Pfeffer[1] für die leuchtenden Pilze die »Production eines Stoffes, der mit Zutritt des Sauerstoffes

cenz der lebendigen Organismen und ihre Bedeutung für die Principien der Respiration. in: Arch. Phys. Pflüger 10. Bd. 1875 pag. 275—300.

[1] W. Pfeffer, Pflanzenphysiologie. 2. Bd. Leipzig 1881 pag. 420 ff.

ohne weiteres Zuthun des lebendigen Organismus leuchtet«, darum für unwahrscheinlich, weil »mit Hemmungen oder Vernichtung der Lebensthätigkeit das Leuchten sofort sistirt wird«. — Nimmt man aber an, dass der Leuchtstoff sofort nach seiner Production verbraucht wird, oder dass er, wenn auch in einiger Menge vorräthig, etwa durch Zersetzungsproducte der sterbenden Zellen seiner Leuchtfähigkeit alsbald beraubt wird, so gewinnt man einen Ausweg, auch bei solchen Organismen, deren Leuchten mit dem Leben definitiv erlischt, die unmittelbare Ursache des Leuchtens für unabhängig vom Leben des Organismus halten zu dürfen.

Von einer anderen Seite her suchte Radziszewski[1] dem Problem des thierischen Leuchtens beizukommen, nämlich nicht durch Untersuchung des Vorganges, wie er sich im Organismus wirklich abspielt, sondern indem er gewisse organische leuchtfähige Stoffe nachwies, die sich auch im Thierkörper finden und dort die pag. 685 erwähnten, für ihr Aufleuchten nöthigen Bedingungen antreffen könnten. Ein wenig eilig betrachtete Radziszewski »die Frage über die Ursachen und Bedingungen der Phosphorescenz nicht nur der organischen, sondern auch der organisirten Körper als eine Aufgabe, die mit Hilfe obiger Untersuchungen gelöst ist«, und er suchte Pflüger's auf die Reizbarkeit gestützten Beweis von der Lebendigkeit des Leuchtstoffes durch den Einwand zu entkräften, dass auch seine organischen Leuchtstoffe durch »Reize«, wie Stoßen und Schütteln, zum Leuchten angeregt würden und ebenfalls auch Erschöpfungszustände zeigten. — Es liegt indessen auf der Hand: Radziszewski hat nur die Möglichkeit, dass das thierische Leuchten ein rein chemischer Vorgang sei, erwiesen, und das war ein wichtiger Beitrag zur Lösung des Problems; aber zu untersuchen, ob es nun auch in Wirklichkeit solch ein Vorgang sei, und erst recht, ob derselbe gerade die von Radziszewski angegebenen besonderen Eigenschaften habe, das blieb noch immer eine Aufgabe.

Doch gab sein Nachweis, dass ein rein chemischer Leuchtprocess auch im Thierkörper möglich sei, der oben erwähnten Ansicht Owsjannikow's eine willkommene Stütze und veranlasste Wielowiejski[2], derselben beizupflichten. Er sagt mit Hinblick auf Pflüger's unbe-

---

[1] Br. Radziszewski, Über die Phosphorescenz der organischen und organisirten Körper. in: Liebig's Ann. Chemie 1880 32 pag.

[2] H. v. Wielowiejski, Studien über die Lampyriden. in: Zeit. Wiss. Z. 37. Bd. 1882 p. 354—428.

gründete Ansicht, dass die Leuchtmaterie selbst reizbar sei, aus den von diesem Forscher zusammengestellten Thatsachen sei vielmehr zu schließen, dass das »Protoplasma der Leuchtorgane nicht die Leuchtsubstanz selbst vorstellt, sondern dieselbe durch seine Lebensthätigkeit produzirt, dass mit anderen Worten die Zellen der Leuchtorgane diese letztere unter der Kontrolle des Nervensystems und angeregt durch allerlei Reize nach Art der Drüsenzellen besitzen« (pag. 409).

Zurückhaltender spricht sich HEINEMANN[1] aus. »Ob allein der Athmungsprocess des lebenden, reizbaren Protoplasmas der Leuchtzellen das Leuchten verursache, oder ob es sich hier um eine besondere leuchtende Substanz handele«, hält er durch seine Untersuchungen an leuchtenden Elateriden nicht für entschieden, neigt aber der letzteren Ansicht zu, vergleicht die Thätigkeit der Leuchtzellen ebenfalls mit der von Drüsenzellen und bemerkt, das Studium ihrer Ontogenese könne sie vielleicht wirklich als solche erweisen.

PFLÜGER hatte vielleicht Recht, wenn er den Tod der von OWSJANNIKOW abgetrennten Leuchtorgane nach 78 Stunden nicht für erwiesen erachtete, und KRUKENBERG[2] mochte mit Grund daran zweifeln, ob ihr Leben durch anderthalbstündige Einwirkung einer Lösung von Strychnin etc. vernichtet sei. Somit wird man KRUKENBERG zugeben können, dass durch OWSJANNIKOW und WIELOWIEJSKI die Leblosigkeit der leuchtenden Substanz nicht zwingend dargethan war. Wie aber konnte KRUKENBERG den von WIELOWIEJSKI treffend beurtheilten und zurückgewiesenen Fehlschluss PFLÜGER's einfach wiederholen? wie durfte auch er wieder schließen: »das charakteristische Protoplasmagift Chinin« vernichtet das Leuchten, also ist die »Protoplasma-Theorie« die allein richtige? Er scheint in der That die nunmehr schon zum dritten Male geforderte Unterscheidung zwischen dem Leuchtstoff und dem sie hervorbringenden lebenden Plasma nicht verstanden zu haben. Auch seine anderen, einfachen und combinirten Vergiftungsversuche, durch die er das Leuchten von *Pteroides* verstärkte, hemmte, aufhob, wieder hervorrief, vernichtete, beweisen nicht im mindesten, dass diese Wirkungen auf den Leuchtstoff selbst ausgeübt wurden;

---

[1] CARL HEINEMANN, Zur Anatomie und Physiologie der Leuchtorgane mexikanischer Cucuyo's. in: Arch. Mikr. Anat. 27. Bd. 1886 pag. 296—382.

[2] C. FR. W. KRUKENBERG, Neue Thatsachen für eine vergleichende Physiologie der Phosphorescenzerscheinungen bei Thieren und bei Pflanzen. in: Vergl. Phys. Studien 2. Reihe 4. Abtheil. 1887 pag. 77—142.

auch sie sind alle vereinbar mit der Ansicht, dass diesen Wirkungen lediglich das Zellplasma unterlag, welches den Leuchtstoff hervorbringt oder ihm die Bedingungen zum Aufleuchten verschafft.

Die Frage nach der »Vitalität« des Leuchtens gehört ja ins Gebiet der Physiologie, und da sie von Physiologen bejaht worden war, so ist es erklärlich, wenn seither der Widerspruch der Morphologen gegen diese Antwort verstummte, um so mehr als ein Physiologe, Dubois, dessen Arbeiten auch eine eingehende Beschäftigung mit morphologischen Dingen zu bekunden schienen, sich seit der Mitte des vorigen Jahrzehntes dauernd einem umfassenden Studium des thierischen Leuchtens widmete. Wer nun aber die Ergebnisse dieser zehnjährigen, an einer Reihe von Leuchtthieren angestellten Untersuchungen angeben wollte, würde in einige Verlegenheit kommen. Denn Dubois hat während derselben seine Anschauung vom Leuchten oft modifizirt, und mir will nicht scheinen, dass alle die Wandlungen und Irrungen in seinen Ansichten, denen er jedesmal literarische Denksteine setzen zu müssen glaubte, in seiner Arbeit über *Pholas* eine verständliche Lösung und einen befriedigenden Abschluss gefunden haben. Ich will die kleineren Arbeiten mit ihren Sphärokrystallen und Vacuoliden, Luciferin und Luciferase, Bacterien und Wanderzellen, Histolyse und Symbiose und Anderem mehr, was Dubois mit dem Leuchten bald in, bald außer Verbindung brachte, hier beiseite lassen und nur seine beiden größeren Arbeiten über die Elateriden[1] und über *Pholas*[2], dann noch einen späteren Aufsatz über die Geophilide *Orya*[3] soweit anziehen, wie sie die oben angeführten Fragen betreffen.

Wie in der ersten Arbeit über die Elateriden, so kommt Dubois auch in derjenigen über *Pholas* zu dem Ergebnis, dass das Zellplasma, welches den Leuchtstoff hervorbringt, von diesem unterschieden werden müsse, dass dieser seine Leuchtfähigkeit unabhängig von dem Leben der Zelle bewahre. Die Beweiskraft seiner Experimente für diese Ansicht steht außer Zweifel; Exemplare von *Pholas*, die er zwei Monate hindurch ausgetrocknet und dann während einer

[1] R. Dubois, Contribution à l'étude de la production de la lumière par les êtres vivants. Les Elatérides lumineux. in: Bull. Soc. Z. France. 11. Année 1886 pag. 1—275 Taf. 1—9.

[2] R. Dubois, Anatomie et physiologie comparées de la Pholade dactyle. in: Ann. Univ. Lyon Tome 2 1892 167 pag. 15 Taf.

[3] R. Dubois, Sur le mécanisme de la production de la lumière chez *l Orya barbarica* d'Algérie. in: Compt. Rend. Tome 117 1893 pag. 184—186.

Viertelstunde einer Temperatur von 120° C. in trockener Luft ausgesetzt hatte, leuchteten bei Anfeuchtung; ja Siphonenstücke, die er mit Hilfe von pulverisirter Kreide getrocknet, mit Äther und Alkohol ausgelaugt, dann wieder getrocknet hatte, machten das Wasser, worin er sie legte, für längere Zeit leuchtend.

Wer würde wohl Bedenken tragen, aus diesen Experimenten die Leblosigkeit des Leuchtstoffes, den rein chemischen oder physikalischen Charakter seines Aufleuchtens zu folgern? Wer möchte diese Folgerung nicht für ganz selbstverständlich halten, gleichviel welches die ferneren Bedingungen seien, welche das Leuchten jenes Aufgusses verstärken, abschwächen, vernichten? Aber vielleicht war gerade die Selbstverständlichkeit der Folgerung für Dubois der Grund, sie nicht zu ziehen.

Während Dubois in seiner Elateriden-Arbeit in der That das Leuchten als einen physico-chemischen Vorgang ansprach, so sind gerade seine Experimente an *Pholas* für ihn der Anlass, den Vorgang nun wieder als physiologisch, als vital aufzufassen. Denn das auf die angegebene Art aus *Pholas* gewonnene leuchtende Wasser enthält, auch nachdem es ohne Einbuße seiner Leuchtfähigkeit durch ein Thonfilter gegangen, Tröpfchen, von denen das Leuchten ausgeht, und deren Leuchtfähigkeit nunmehr durch allerlei Ursachen zu hemmen und zu zerstören ist, welche auch die Activität von Protoplasma hemmen und zerstören. Daher sind für Dubois diese Leuchttröpfchen (Vacuoliden) lebendes Protoplasma, ihr Aufleuchten ist ein vitaler Vorgang, und zwar, da sie Sauerstoff dazu nöthig haben, eine Respiration. Aber das Aufleuchten ist gleichsam ihr letzter Athemzug: »l'oxygène«, sagt Dubois in dem Aufsatz über *Orya*, »permet la respiration des corpuscules protoplasmiques passant de l'état colloïdal à l'état cristalloïdal, c'est-à-dire de la vie à la mort«!

Als Dubois die aus *Pholas* gewonnene leuchtende Emulsion verschiedenen chemischen und physikalischen Reactionen unterwarf und fand, dass deren Wirkung auf das Leuchten der Leuchttropfen mit derjenigen auf die Activität von lebendem Protoplasma identisch sei, da hatte er offenbar vergessen, dass er den Leuchtstoff in den Geweben vorher auf 120° C. erhitzt und radikal entwässert hatte; da nun der Leuchtstoff bei solcher Behandlung seine Leuchtkraft beibehält, jedes Protoplasma aber seine Activität dabei unwiederbringlich verliert, so kann schon darum nicht von einer Identität zwischen Leuchtstoff und Protoplasma im Verhalten gegen Reagentien die Rede sein. Nicht bloß die früheren Bemühungen, das Leuchten als unmittelbar gebunden an das Leben von Nerven- oder Respirations-

zellen aufzufassen, sind (außer durch einige ältere Versuche) durch Dubois' Experimente als endgiltig beseitigt zu betrachten, sondern auch aus ihrem letzten Schlupfwinkel, den Vacuoliden, wird die Vitalität des Leuchtprocesses gerade durch sie vertrieben.

Man wird somit der Ansicht Dubois', dass der Leuchtstoff lebendes Protoplasma sei, und seine Fähigkeit zu leuchten in die nämliche Kategorie von Fähigkeiten gehöre, wie das Vermögen des lebenden Protoplasmas, sich zu contrahiren, zu assimiliren, sich zu theilen, eben so wenig zustimmen können, wie man ihm beipflichten wird, wenn er, einer modernen, von E. du Bois-Reymond[1] als Neo-Vitalismus gekennzeichneten Strömung folgend, auf Grund der augenblicklichen Unmöglichkeit, die Lichtproduction der Organismen durch eine chemische Formel zu veranschaulichen, die abgethane Meinung sich zu eigen macht, »qu'il existe une mécanique spéciale aux êtres vivants, qu'il ne faut pas confondre avec la mécanique chimique ou physique des corps bruts«, und wenn er weiter der physiologischen Chemie und der biologischen Physik die Existenzberechtigung abspricht. — Im Gegentheil, da Radziszewski von Leuchten begleitete und durch chemische Formeln ausdrückbare Vorgänge, die sich sehr wohl in Organismen abspielen könnten, aufgedeckt hat, so ist nicht daran zu zweifeln, dass man die Formeln auch für die im Organismus thatsächlich ablaufenden Leuchtprocesse aufstellen wird, und so dürfte auch Pflüger's Zurückführung des thierischen Leuchtens auf eine Entladung condensirten Lichtäthers, welche er in einer anderen Arbeit[2] über den Gegenstand versucht, nicht bloß, wie der Autor will, als unsichere These, sondern kaum als Hypothese zu bezeichnen sein. —

Wenn man in den Copepoden farblose und grüngelbe, nichtleuchtende und leuchtfähige Hautdrüsen neben einander sieht, wenn ihre Vergleichung zeigt, dass sie sich in nichts unterscheiden als in der Farbe des in ihnen aufgespeicherten Secretes, so muss wohl jeder Zweifel daran schwinden, dass beide Drüsenarten homologe Organe sind: wie ihre farblosen Drüsen lediglich dazu bestimmt sind, Stoffwechselproducte aus dem Körper zu schaffen, so haben auch ihre Leuchtdrüsen diese Funktion, nur dass ihr Secret auf

---

[1] E. du Bois-Reymond, Über Neo-Vitalismus. in: Sitz. Ber. Akad. Berlin 1894 pag. 623—641.

[2] E. Pflüger, Über die Phosphorescenz verwesender Organismen. in: Arch. Phys. Pflüger 11. Bd. 1875 p. 222—263.

dem Wege, auf dem überhaupt vortheilhafte Eigenschaften erworben werden, die Beigabe eines Stoffes erlangt hat, der beim Contact mit Wasser leuchtend wird. Bei den Copepoden demonstrirt also schon eine einfache mikroskopische Beobachtung die Unmöglichkeit, das Leuchten als die Begleiterscheinung eines in lebender Materie ablaufenden Vorganges aufzufassen, und dieselbe Unmöglichkeit ließ sich, wie wir sahen, für *Pholas*, *Phyllirhoë* und wohl auch für *Lampyris* aus den Versuchen von Panceri, Dubois und Owsjannikow mit Sicherheit erschließen. Und auch bei den Thieren, nach deren Tode die Leuchtfähigkeit alsbald aufhört, wird der Leuchtstoff darum noch nicht für lebende Materie zu halten sein; sondern man darf bei ihnen den schnelleren Verlust der Leuchtfähigkeit auf das Aufhören der Production des im Leben sogleich verbrauchten Leuchtstoffes oder auf eine leichtere Zersetzbarkeit desselben zurückführen. Zeigen doch z. B. *Pholas* und die Copepoden einen starken Unterschied in der Beständigkeit ihres Leuchtstoffes: bei *Pholas* dauert, selbst wenn er in fein vertheiltem Zustande im Wasser suspendirt ist, sein Leuchten stundenlang, während ein Leuchttropfen der Copepoden, der jedenfalls größere Dimensionen als jene suspendirten Partikel hat, fast momentan vom Wasser unter Leuchten zersetzt wird.

Sind wir demnach nicht bloß in den nachgewiesenen Fällen, sondern allgemein zu der Anschauung berechtigt, dass der Vorgang, den das Leuchten der Thiere begleitet, an totem Product lebender Zellen abläuft, so zerfällt die weitere Untersuchung des Leuchtvorganges in zwei Abschnitte, in einen physiologischen und in einen chemischen oder physikalischen; jener hätte die Bildung des leuchtfähigen Stoffes und die Wege, die ihn seiner Bestimmung entgegenführen, zu behandeln, dieser sich mit der Analyse des Leuchtprocesses selbst zu beschäftigen.

Für das Verständnis des physiologischen Theiles des Leuchtvorganges haben die citirten und andere Untersuchungen schon eine Anzahl von Daten zu Tage gefördert, durch deren Combination man eine Reihe von möglichen Erscheinungsformen des Leuchtens construiren könnte: die Verschiedenartigkeit im Verhalten der Leuchtorgane gegen Reize, dann die mannigfaltigen Eigenthümlichkeiten im Bau der Leuchtzellen, ihre Anordnung zu Leuchtorganen und ihre Beziehungen zu anderen Organen, woraus weiter sich nicht minder mannigfaltige Modi ergeben, nach welchen der Leuchtstoff in feinerer oder gröberer Vertheilung, kleineren oder größeren Portionen in die zu einem Aufleuchten nöthigen Bedingungen versetzt wird, sei es dass

er sie in statu nascendi vorfindet, oder dass er zunächst aufgespeichert wird, sei es dass er außerhalb oder innerhalb der Leuchtzellen und des Thierkörpers mit ihnen in Berührung kommt, sei es dass er selbst verlagert wird oder dass ihm jene Bedingungen zugeführt werden. Leider aber sind wenige Leuchtthiere soweit untersucht, dass man eine einigermaßen sichere und vollständige Darstellung der Physiologie ihres Leuchtens geben könnte, und es wäre eine interessante Aufgabe für die vergleichende Physiologie, durch Beobachtung und Experiment nachzuweisen, wie die genannten und andere Umstände bei den einzelnen Leuchtthieren combinirt sind, und wie durch ihre Combination jede besondere Form des Leuchtens bedingt ist. Hier sei nur auf einige Beobachtungen hingewiesen, welche die physiologischen Vorgänge beim Leuchten einiger Thiere dem Verständnis näher bringen können.

Nicht überall ist der Mechanismus des Leuchtens so durchsichtig wie bei den Copepoden, wo der von den Leuchtdrüsen secernirte Leuchtstoff zunächst in Form von Tropfen aufgespeichert wird, und äußere Reize ihn dadurch zum Leuchten bringen, dass sie Muskelcontractionen veranlassen, durch welche er aus den Drüsen ausgepresst wird. Ähnlich verläuft das Leuchten nach G. W. Müller[1] bei Ostracoden, deren Leuchtdrüsen allerdings noch nicht durch Beobachtung festgestellt sind, ferner bei Geophiliden, Anneliden, *Pholas*; jedoch zeigt sich hier eine nicht so prompte Abhängigkeit der Erscheinung von Reizen wie bei den Copepoden, sondern das Leuchten dauert auch nach Aufhören des Reizes noch fort, entweder weil derselbe länger nachwirkt, oder weil die Vorrichtungen, die den Austritt des Leuchtstoffes hemmen, minder gut funktioniren, oder weil er mit Schleim vermischt oder an andere Stoffe gebunden entleert wird, die den von Leuchten begleiteten Process verlangsamen. Vielleicht handelt es sich bei den letztgenannten Thieren und auch bei Medusen nicht sowohl um sich entleerende Drüsen, als vielmehr um Epithelzellen, die abgestoßen werden und berstend ihren Leuchtstoff entleeren; wenigstens bemerkt Panceri, dass die Epithelzellen, die den Leuchtstoff enthalten, bei *Pholas* leicht platzen.

Solche Thiere, die den Leuchtstoff entleeren, und am klarsten unter ihnen bisher die Copepoden, beweisen also, wie die Abhängigkeit des Leuchtens von Reizen mit der Nicht-Reizbarkeit, der Leblosig-

---

[1] G. W. Müller, Neue Cypridiniden. in: Z. Jahrb. Abth. Syst. 5. Bd. 1890 pag. 211—252 Taf. 25—27.

keit des Leuchtstoffes verträglich ist, und zeigen zugleich, dass man zwischen Agentien, die das Thier zum Leuchten veranlassen, und solchen, die den Leuchtstoff ins Leuchten bringen, wohl zu unterscheiden hat (vgl. oben pag. 663).

Auch über die meistens schwieriger zu ermittelnden physiologischen Vorgänge bei derjenigen Art des Leuchtens, die innerhalb der Leuchtzellen verläuft, liegen einige Beobachtungen vor.

Noctiluca antwortet auf eine große Zahl verschiedenartiger Reize durch Aufleuchten, und QUATREFAGES (citirt oben pag. 670) beobachtete, dass das Protoplasma sich dabei contrahirte, dass seine Stränge und Fäden hierdurch öfters rissen und dass gerade an den Rissstellen das Leuchten am lebhaftesten war; er sah weiter bei Anwendung stärkerer Vergrößerung, dass an Stelle des zuerst diffus aussehenden Leuchtens in jedem Thiere eine Menge von einzelnen Lichtfünkchen erschienen, ähnlich wie die Nebelflecke sich durch das Teleoskop in unzählige Einzelsterne auflösen lassen, und dass die zahlreichsten Lichtfunken an jenen Rissstellen auftraten. Erklären sich diese Beobachtungen nicht vollkommen durch die Annahme, dass in den Plasmasträngen von *Noctiluca* der Leuchtstoff in Form feiner Partikel ausgeschieden und vorräthig gehalten wird, dass ihm aber die Bedingungen zum Aufleuchten in denselben noch nicht geboten werden (eben so wenig wie innerhalb der Leuchtdrüsen der Copepoden), sondern dass er dieselben erst vorfindet, wenn die Stränge zerreißen und der Leuchtstoff dadurch mit der zwischen den Strängen befindlichen Flüssigkeit in Contact kommt? Ja, wie der Leuchtstoff der Copepoden zum Aufleuchten eines gewissen Minimums der Concentration der auf ihn wirkenden Salzlösungen bedarf (s. pag. 665), so könnte man weiter annehmen, dass auch bei *Noctiluca* dies Minimum erst in den Räumen zwischen den Strängen vorhanden sei.

Dass auch bei Leuchtkäfern der Leuchtstoff in Form feiner Partikel ausgeschieden wird, geht aus MAX SCHULTZE's[1] Beobachtungen an *Lampyris* hervor, und dass er auch hier von der Entstehungsstelle erst fortgeschafft werden muss, um aufzuleuchten, aus denen von EMERY[2] an *Luciola*. »Die leuchtende Verbrennung«, sagt EMERY, »findet an der Oberfläche der Parenchymzellen statt, aber außerhalb

---

[1] MAX SCHULTZE, Zur Kenntnis der Leuchtorgane von *Lampyris splendidula*. in: Arch. Mikr. Anat. 1. Bd. 1865 pag. 124—137 Taf. 5, 6.

[2] C. EMERY, Untersuchung über *Luciola italica* L. in: Zeit. Wiss. Z. 40. Bd. 1884 pag. 338—355 Taf. 19.

ihrer Substanz selbst. Die Parenchymzellen sondern wahrscheinlich den Leuchtstoff ab; dieser wird von den Tracheenendzellen aufgenommen und, mittels des in den Tracheencapillaren vorhandenen Sauerstoffes, verbrannt.«

So zeigt die Entstehung des Leuchtstoffes und seine Versetzung in die Leuchtbedingungen bei *Noctiluca* und Käfern einige Ähnlichkeit mit der bei Copepoden, allerdings neben beträchtlichen Unterschieden. Ganz verschieden sind aber allem Anscheine nach diese Vorgänge bei Euphausiiden, bei welchen nach CHUN[1] der Leuchtstoff einen eigenthümlich geformten, in der Mitte des complicirten Leuchtorgans gelegenen Körper, den sogen. Streifenkörper, bildet; vielleicht liegt hier der Fall vor, dass der Leuchtstoff selbst an seinem Orte bleibt, und ihm die Bedingungen für das Aufleuchten, etwa durch das Blut, zugeführt werden[2].

Eine weitere physiologische Frage, die der experimentellen Behandlung noch harrt, ist die, wie Reize, die Leuchten hervorrufen, auf die Leuchtthiere und ihre Leuchtorgane wirken, ob sie die Production von Leuchtstoff anregen oder ob sie nur die Vorgänge veranlassen, durch welche der auch ohne Reize sich bildende Leuchtstoff zum Aufleuchten gebracht wird. Es mag nun wohl Mittel geben, durch welche man das Leuchtplasma zu kräftigerer Production anregen kann; aber ich halte es für wahrscheinlich, dass nicht bloß bei Copepoden die Production von Leuchtstoff im normalen Zustande ohne besondere Reize continuirlich vor sich geht (bei manchen Organismen allerdings auf gewisse Perioden des Lebens und der Entwicklung beschränkt), und dass ihre Menge außer durch Ernährungsverhältnisse etwa noch durch das Maaß der Inanspruchnahme des Leuchtstoffes beeinflusst werden kann — es sei denn, dass sich Leuchtthiere finden sollten, bei denen das Aufleuchten des Leuchtstoffes in statu nascendi zugleich mit einer directen Abhängigkeit des Leuchtens von Reizen sich constatiren ließe, was HEINEMANN (citirt oben pag. 674, vgl. pag. 380)

---

[1] C. CHUN, Leuchtorgan und Facettenauge. Ein Beitrag zur Theorie des Sehens in großen Meerestiefen. in: Biol. Centralbl. 13. Bd. 1893 pag. 544—571 8 Fig.

[2] Einige Ähnlichkeit mit denen der Euphausiiden scheint der Bau der Leuchtorgane von Cephalopoden zu haben. Vgl. L. JOUBIN, Recherches sur l'appareil lumineux d'un Céphalopode, *Histioteuthis rüppellii* (Vérany). Rennes 1893 32 pag. 10 Fig. und: Note complémentaire [etc.]. in: Bull. Soc. Sc. Méd. Ouest Rennes Tome 2 1893 9 pag.

allerdings für *Pyrophorus* annimmt. Auch Wielowiejski hält es für ausgeschlossen (citirt oben pag. 673, vgl. pag. 413), »dass das Nervensystem auf die rein chemischen Processe (Oxydation) oder die physikalischen (Bewegung der Gase im Leuchtgewebe)« einen directen Einfluss übe. Aber warum sollte man nicht einen unter dem Einfluss des Nervensystems stehenden Vorgang im Plasma der Leuchtzellen auch bei Insecten annehmen, durch welchen, ähnlich wie bei *Noctiluca*, der vorräthige Leuchtstoff mechanisch verschoben wird? Was einen derartigen Vorgang und nicht die Production von Leuchtstoff als von Reizen abhängig erscheinen lässt, ist das Fortleuchten der Zellen post mortem. Dass, wie im Leben der Nerveneinfluss, nach dem Tode Zersetzungsvorgänge die Verschiebungen im Plasma der Zellen hervorrufen, durch welche der vorhandene Leuchtstoff in die Bedingungen des Aufleuchtens versetzt wird, ist mir wenigstens wahrscheinlicher, als dass, wie Wielowiejski will, beim Herauspräpariren der Leuchtzellen der sehr energische Reiz eine reichliche Production von Leuchtstoff anrege, die dann längere Zeit vorhalte.

Es bleibt nun noch der chemisch-physikalische Theil des Leuchtens zu erörtern, d. h. denjenigen Process, von dem die Lichtentwicklung direct ausgeht. Befriedigende Aufklärung über denselben dürfte erst dann zu erwarten sein, wenn es gelänge, den Leuchtstoff rein aus den Leuchtthieren zu gewinnen. Denn dass dies Dubois gelungen sei, dass die von ihm aus getrockneten *Pholas* dargestellte leuchtende Emulsion außer Wasser nur noch den Leuchtstoff enthalten habe, ist eben so unbewiesen, wie seine Behauptung, dass *Orya* ihren Leuchtstoff »à l'état de pureté« secernire. Da vielmehr die Möglichkeit keineswegs ausgeschlossen ist, dass der Leuchtstoff nicht mit den Vacuoliden in jener Emulsion identisch, sondern nur in ihrer Masse gelöst oder sonstwie an sie gebunden war, so ist es auch nicht ausgeschlossen, dass die Unterdrückung des Leuchtens bei gewissen von Dubois ausgeführten Reactionen in der Wirkung auf die Materie der Vacuoliden ihren Grund hatte und dass diese Wirkung nur secundär das Leuchten unterdrückte, indem sie z. B. dem auch nach Dubois für das Aufleuchten nöthigen Wasser den Zugang zu dem in den Vacuoliden vorhandenen Leuchtstoff versperrte. Auch bei Copepoden könnte man ja Leuchtsecret und Leuchtstoff für identisch halten, besonders da dasselbe während des Leuchtens sehr schnell und, wie es scheint, ohne Zurücklassung eines geformten Restes verzehrt wird. Aber auch bei ihnen kann das eigentliche Leuchtelement ein

im Secrete gelöstes Leuchtpigment sein, das bei den Centropagiden ganz dieselbe Farbe haben würde, wie nach Heinemann bei *Pyrophorus*.

Wenn demnach nun auch der chemische Charakter des Leuchtstoffes noch völlig unbekannt ist, so liegen doch einige Angaben über den Process vor, den das Leuchten begleitet, und über die äußeren Bedingungen, unter denen er zu Stande kommt.

Soweit ich sehe, ist Dubois der einzige, der einen physikalischen Process, den der Krystallbildung, mit dem Leuchten in directe Verbindung bringt, und bei *Pholas*, besonders aber bei *Orya*, beschreibt er den Vorgang derart, dass an dem Auftreten von Krystallen nicht wohl ein Zweifel bestehen kann. Sauerstoff und Wasser sind dabei nöthig: »l'oxygène sert à produire la substance cristallisable, avec le concours de l'eau, et l'eau permet la cristallisation photogène.« Es ist nun denkbar, dass mehrere der physico-chemischen Vorgänge, die von Leuchten begleitet sind, auch bei Organismen das Leuchten bedingen, und da das Auskrystallisiren mancher Salze von Phosphorescenz begleitet ist, so könnte eine ähnliche Ursache auch bei Thieren vorliegen. Da aber bisher von keinem anderen Beobachter eine von Leuchten begleitete Krystallbildung bei Leuchtthieren gesehen wurde, und da ich selbst bei Copepoden vergeblich danach suchte, so halte ich auch für *Pholas* und *Orya* eine Nachuntersuchung für nöthig, um festzustellen, ob die Krystalle, die bei *Orya* massenhaft auftreten, nicht etwa secundär nach Ablauf des Leuchtens bei Verdunstung des Secretes entstehen. Ist doch auch bei Insecten das Auftreten von Krystallen in den Leuchtorganen nicht nur nicht als Ursache, sondern nicht einmal als Folge des Leuchtprocesses erkannt worden[1].

Unter den chemischen Processen ist es natürlich vor allem der der Verbrennung, in dem man die Grundlage des thierischen Leuchtens vermuthete, und die Experimentatoren legten daher hauptsächlich auf den Nachweis Gewicht, dass für das Zustandekommen der Erscheinung die Gegenwart von freiem Sauerstoff nothwendig sei; zuweilen suchten sie auch festzustellen, ob beim Leuchten Wärme entbunden würde, letzteres, wie ich gleich bemerke, ohne positiven Erfolg.

Obwohl nun schon frühe für die Insecten ein Oxydationsprocess

[1] H. von Wielowiejski, Beiträge zur Kenntnis der Leuchtorgane der Insecten. in: Z. Anzeiger 12. Jahrg. 1889 pag. 594—600.

angenommen wurde, speciell der von vornherein unwahrscheinliche einer Verbrennung von Phosphor oder einer Phosphorverbindung, so zweifelte doch schon QUATREFAGES (citirt oben pag. 670, vgl. pag. 242) daran, dass dies die allgemeine Ursache des thierischen Leuchtens sei, und vermuthete, nur bei Luftthieren werde ein Leuchtstoff verbrannt. Zu dieser plausibeln Unterscheidung zweier, bei Luft- und Wasserthieren verschiedenartiger Leuchtprocesse wurde QUATREFAGES durch Experimente an *Noctiluca* veranlasst. Denn in einer centimeterdicken Schicht von diesen Thieren, die sich an der Wasserfläche angesammelt hatte, sah er die untersten so gut leuchten wie die obersten, und unter Wasserstoff oder Kohlensäure leuchteten sie nicht minder als unter atmosphärischer Luft oder reinem Sauerstoff. Indessen mag sich aus diesen Experimenten wohl kaum mit Sicherheit der Schluss ziehen lassen, dass das Leuchten von *Noctiluca* keine Oxydation sei, und selbst VIGNAL's[1] Experiment an demselben Thiere, demzufolge es auch unter ausgekochtem Seewasser leuchtete, erlaubt noch den Einwand, dass in den Thieren selbst eine für die Oxydation genügende Menge freien Sauerstoffes vorhanden gewesen sei. Noch weniger bewiesen ist die Ansicht PANCERI's (citirt oben pag. 671), der bei fast allen von ihm untersuchten marinen Thieren eine leuchtende Verbrennung von Fett annahm, und dessen keineswegs tadellosen Versuche die Gegenwart von freiem Sauerstoff für *Pholas* als nothwendig, für *Pelagia* als gleichgültig ergaben. Weitere derartige Experimente sind, schon unter dem Einfluss der Hypothese RADZISZEWSKI's, aber mehr unter Voraussetzung ihrer Richtigkeit als zu ihrer Controlle (die im Nachweis aller drei, nicht bloß einer oder zwei der von RADZISZEWSKI geforderten Bedingungen hätte bestehen müssen) von BRANDT[2]) an Sphaerozoëen, von PLATE[3] an *Noctiluca* angestellt worden; aber in beiden Fällen blieb das Ergebnis, dass freier Sauerstoff nöthig sei, doch ganz hypothetisch. Auch DUBOIS, der für die Elateriden den Sauerstoff für überflüssig erklärt hatte und diese Ansicht durch den Mangel von

---

[1] W. VIGNAL, Recherches histologiques et physiologiques sur les Noctiluques. in: Arch. Phys. Norm. Path. Paris (2) Tome 5 1878 pag. 415—454 Taf. 18, 19. Die Arbeit war mir nicht zugänglich; ich citire nach: O. BÜTSCHLI, Protozoa. in: BRONN's Klassen und Ordnungen 1. Bd. 2. Abth. 1883—1887 p. 1039, 1093.

[2] K. BRANDT, Die koloniebildenden Radiolarien (Sphärozoëen) des Golfes v. Neapel. in: Fauna Flora Golf. Neapel 13. Monographie 1885 [pag. 136—139].

[3] L. H. PLATE, Protozoenstudien. in: Z. Jahrb. Morph. Abth. 3. Bd. 1888 pag. 135—200 3 Taf.

Tracheen bei einer leuchtenden *Lipura* bestätigt fand[1], stellt für *Pholas* als Bedingung für das Zustandekommen des Leuchtens außer der Gegenwart von Wasser und seiner leicht alkalischen Reaction auch die Gegenwart von freiem Sauerstoff auf, wiewohl er fand, dass das Leuchten der oben erwähnten Emulsion in sauerstoffhaltigem Wasser nicht verstärkt wurde und bei Gegenwart von energisch oxydirenden Reagentien unmittelbar und definitiv erlosch!

Einen bestimmteren Inhalt erhielt die Oxydations-Hypothese durch Radziszewski. Er fand, dass gewisse organische Stoffe bei 10° C. und auch schon bei geringeren Temperaturen leuchten, wenn sie in alkalischer Reaction unter der langsamen Einwirkung von freiem (activem) Sauerstoff stehen; solche Stoffe sind Lophin und Verwandte, ferner Terpentinöl, ätherische Öle und die einige Zeit der Luft und Sonne ausgesetzten aromatischen Kohlenwasserstoffe (Xylol, Benzol etc.), dann Ölsäure und deren Seifen, fette Öle (Olivenöl, Leberthran etc.), die Alkohole von Amylalkohol aufwärts, endlich noch einige andere Verbindungen von nicht genügend bekannter Zusammensetzung. Dass derselbe Oxydationsprocess auch in leuchtenden Organismen vor sich gehe, fand Radziszewski dadurch bewiesen, dass die Qualität des Lichtes in beiden Fällen dieselbe sei, und dass in den Organismen sowohl viele von jenen Leuchtstoffen, wie auch organische Basen (Cholin, Neurin etc.) vorkämen, die die Alkalien ersetzen könnten; schon eine äußerst geringe Quantität von Leuchtstoff wie von Sauerstoff genüge, um ein kräftiges und anhaltendes Leuchten zu ermöglichen.

Wir sahen bereits, dass weder die Nothwendigkeit der Gegenwart von freiem Sauerstoff, noch gar die übrigen der von Radziszewski geforderten drei Bedingungen (Gegenwart eines der genannten oder verwandter Leuchtstoffe, alkalische Reaction derselben und freier Sauerstoff) für irgend ein leuchtendes Wasserthier mit Sicherheit nachgewiesen sind, und ich denke aus den oben (pag. 663 ff.) angeführten Versuchen an Copepoden den Schluss ziehen zu dürfen, dass es leuchtende Wasserthiere giebt, bei denen das Leuchten ohne freien Sauerstoff und bei sauerer Reaction des Mediums zu Stande kommt. Oder ist die Mitwirkung von freiem Sauerstoff auch dann noch anzunehmen, wenn Thiere, die man mit concentrirtem

[1] R. Dubois, De la fonction photogénique chez les Podures. in: C. R. Soc. Biol. Paris (8) Tome 3 1886 pag. 600—603.

Glycerin entwässert oder tagelang dem Austrocknen unterworfen hat, unter ausgekochtem Wasser leuchten?

Aber auch für Landthiere trifft Radziszewski's Hypothese nicht zu, schon deshalb nicht, weil ihre zerdrückten Leuchtzellen (Insecten) oder ihr Leuchtsecret (Myriopoden) eine entschieden saure Reaction zeigt. Zudem ist auch für sie bisher nicht nachgewiesen, wie Wielowiejski (citirt oben 683, vgl. pag. 600) richtig bemerkt, dass der Sauerstoff bei ihrem Leuchten eine directe Rolle spiele. Für die Insecten nahm man dies hauptsächlich darum an, weil ihre Leuchtorgane sehr reichlich mit Tracheen versorgt sind, und weil Max Schulze gezeigt hatte, dass die Leuchtzellen Osmiumsäure besonders kräftig reduciren und dass das Leuchten in den Tracheenendzellen seinen Sitz hat, und für das Secret von *Orya* behauptet Dubois, dass es nur in Berührung mit der Luft leuchte; aber auch hier fehlen überzeugende Experimente. Bei denselben würde es sich nicht sowohl darum handeln, ob das Leuchten der lebenden Thiere durch Entziehung von Sauerstoff beeinträchtigt wird, als vielmehr um rein chemische, nicht von physiologischen Factoren beeinflusste Versuche.

Es ist also nirgends nachgewiesen, dass es ein Oxydationsprocess ist, den das Leuchten begleitet; es ist aber auch nicht widerlegt; denn auch wo das Leuchten bei Abwesenheit von freiem Sauerstoff auftritt, ist doch nicht völlig ausgeschlossen, dass chemisch gebundener Sauerstoff von dem Leuchtstoff aus seiner Verbindung gelöst wird. Nur das ist in einer Anzahl von Fällen widerlegt und in keinem bestätigt, dass die Oxydation nach dem Schema Radziszewski's stattfinde.

Es ist über den Leuchtprocess noch eine Ansicht ausgesprochen worden, welche die Frage, ob eine Oxydation stattfinde oder nicht, und überhaupt den chemischen Charakter des Processes unberührt lässt. G. W. Müller (citirt oben pag. 679) nämlich meinte, bei Ostracoden entstehe das Leuchten dadurch, dass zweierlei Drüsen zugleich ihr Secret entleeren, und die chemische Einwirkung der beiden Secrete auf einander von Leuchten begleitet sei. Vielleicht setzt auch Lendenfeld[1] bei leuchtenden Fischen etwas ähnliches voraus, wenn er sagt (pag. 619): »Die Funktion der einfachen, bloß aus Drüsenzellen bestehenden Organe dürfte die sein, dass die

[1] R. von Lendenfeld, Report on the structure of the phosphorescent organs of Fishes. in: Rep. Challenger Vol. 22 1887 pag. 277—329 Taf. 69—73. (Citirt nach des Verfassers Auszug in: Biol. Centralbl. 7. Bd. pag. 609—621.)

Drüsen im Moment des Entstehens[1] leuchtendes Secret produciren ... Bei den höher entwickelten Organen können wir annehmen, dass das Secret der auch in diesen Organen vorkommenden Drüsen für sich nicht leuchtet, sondern erst durch einen activen Eingriff von Seiten der Spindel- und Keulenzellen zum Leuchten gebracht wird.« — Ich habe MÜLLER's Vermuthung für die Copepoden geprüft (oben pag. 666). Obwohl ich fand, dass hier das Leuchten allein von dem Secret der Leuchtdrüsen ausgeht, so möchte ich doch ihre Richtigkeit für die Ostracoden oder auch für andere Thiere nicht in Abrede stellen, da ich es nicht für ausgeschlossen halte, dass in dem Leuchtsecret der Copepoden zwei Stoffe vorhanden seien, denen die von Leuchten begleitete Einwirkung auf einander durch Zutritt von Wasser ermöglicht werde; so ist es denkbar, dass bei anderen Thieren diese beiden hypothetischen Stoffe von zwei Arten von Drüsen gesondert producirt werden. —

Für die in diesem Kapitel versuchte Übersicht über unsere Kenntnis vom thierischen Leuchten habe ich nur diejenigen Arbeiten herangezogen, die sich mit der Theorie der Erscheinung beschäftigen; die Reichhaltigkeit der Literatur mag mich entschuldigen, wenn ich einige davon übersehen und die übrigen ganz außer Betracht gelassen habe. Die Ergebnisse dieser Übersicht sind kurz folgende:

Es ist als erwiesen zu betrachten, dass beim Leuchten der Organismen physiologische Vorgänge nur so weit betheiligt sind, als sie die Erscheinung vorbereiten, als sie Leuchtstoffe produciren und in die für ihr Aufleuchten erforderlichen Bedingungen versetzen. Das Leuchten selbst ist dagegen Begleiterscheinung eines chemischen, in einigen Fällen vielleicht auch eines physikalischen Processes. Die physiologischen Vorbedingungen des Leuchtens stehen oft unter dem Einfluss des Nervensystems, das Leuchten selbst niemals; jene sind bei manchen Thieren bis zu einem gewissen Grade klar gelegt, bei anderen vermittelst Hypothesen vor-

[1] Dieser Ausdruck könnte schließen lassen, dass LENDENFELD, für die Fische wenigstens, die Aufspeicherung von Leuchtstoff in Abrede stelle (vgl. oben pag. 681); ob er das aber bedeuten soll, ist nicht klar, denn kurz vorher bemerkt LENDENFELD: »Bei vielen Epithelarien leuchtet der gewöhnliche Schleim, den die Drüsenzellen der Haut produciren, in dem Momente seines Entstehens, wenn er mit dem Wasser zum ersten Mal in Berührung kommt.« Wann also? im Momente des Entstehens oder der Entleerung? Bei *Pyrosoma* lässt übrigens auch LENDENFELD die »Verbrennung«, nicht die Production des Leuchtstoffes vom Willen des Thieres abhangen.

stellbar, bei noch anderen ganz unerforscht; der chemische Process ist noch völlig dunkel.

Das Leuchten der Organismen legt daher nicht bloß dem Morphologen, sondern auch dem Physiologen und dem Chemiker noch so manches Problem vor, dessen Lösung nur von ihrem Zusammenarbeiten und von einer vergleichenden Erforschung der mannigfaltigen Formen der Erscheinung zu erwarten ist. — Über die biologische Seite der Erscheinung im nächsten Kapitel noch einige Worte.

D. Die biologische Bedeutung des Leuchtens für die Copepoden.

Für die Beurtheilung des Vortheils, den die Leuchtfähigkeit für die oben genannten Copepoden-Arten hat, scheinen mir folgende zwei Thatsachen maßgebend zu sein.

1) Das Auge der leuchtenden Copepoden ist entweder, wie bei *Pleuromma* und vermuthlich auch bei *Metridia*, ziemlich klein, weniger entwickelt als bei vielen nichtleuchtenden Arten, oder es fehlt ganz, wie bei *Leuckartia*, *Heterochaeta* und *Oncaea*.

2) Das Leuchten geht nicht innerhalb, sondern außerhalb des Körpers der Copepoden vor sich, und da frische Thiere zugleich mit dem Ausstoßen des Leuchtsecretes eine heftige Contraction ihrer locomotorischen Muskeln zu machen pflegen, so ist anzunehmen, dass der Copepod sich von der Stelle, wo das entleerte Secret aufleuchtet, durch eine heftige Bewegung fortschnellt.

Die erste Thatsache erlaubt den Schluss, dass die Bedeutung des Leuchtens für die Copepoden beschränkter ist als für manche andere Leuchtthiere. Denn es kann ihnen nicht dazu dienen, ihre dunkle Umgebung zum Zweck der Nahrungssuche oder zur Vermeidung von Gefahren zu erhellen, was Lendenfeld für Fische und Chun für Euphausiiden annimmt; noch auch zum gegenseitigen Auffinden der Geschlechter bei der Paarung, was Emery[1] für *Luciola* nachgewiesen hat, und was Dahl (citirt oben pag. 651, vgl. pag. 109) auch für die Copepoden für möglich hält; sicher spielt es diese Rolle nicht bei den augenlosen Arten, es sei denn man mache, wie Friend[2] für die Regenwürmer, die höchst unwahrscheinliche Annahme, dass diese Thiere das von ihren Artgenossen producirte Leuchten auch ohne Augen als Licht zu percipiren vermöchten. Die Vermuthung Dahl's ist auch damit

[1] C. Emery, La luce negli amori delle *Luciole*. in: Bull. Soc. Ent. Ital. Anno 18 1887 pag. 406—411 [übers. in: Ent. Zeit. Stettin 48. Jahrg. pag. 201—206].

[2] H. Friend, Luminous Earthworms. in: Nature Vol. 47 1893 pag. 462—463.

schwer vereinbar, dass schon die Nauplien und die ersten Copepodid-Stadien leuchten; denn Einrichtungen, die bei der Paarung der Copepoden in Funktion treten, pflegen sich erst bei den letzten Häutungen zu entwickeln.

Aus der relativen oder absoluten Blindheit der leuchtenden Copepoden schließe ich vielmehr, ebenso wie HAASE[1] für die Myriopoden, dass die Bedeutung, welche das Leuchten für sie hat, nur in der Wirkung auf andere sehfähige Thiere bestehen kann. Um sich wie *Pholas* nach DUBOIS in einer sie unsichtbar machenden Lichthülle zu verstecken, dazu ist ihre Leuchtsecretion zu gering und ihr Leuchten zu rasch vorübergehend. Aber BRANDT (citirt oben pag. 684) entwickelt eine für die biologische Auffassung des Leuchtens vieler mariner Thiere wichtige Ansicht, dass nämlich das Leuchten der Polyzoën deshalb auf Verfolger abschreckend wirke, weil viele marine Leuchtthiere nesseln und gallertig sind und darum gemieden werden. Mit dieser Ansicht stimmt eine zweite, jedenfalls zutreffendere Vermuthung DAHL's über das Leuchten der Copepoden überein: »Vielleicht haben wir auch einen Fall von Mimicry vor uns. Da manche nesselnden und ungenießbaren Thiere leuchten, könnten leuchtende Krebse im Dunkeln mit diesen verwechselt werden.« Allerdings könnte sich in manchen Feinden der Copepoden allmählich eine Association zwischen der Empfindung eines plötzlich auftretenden Lichtes und einem widrigen Gefühl und damit eine abschreckende Wirkung des Leuchtens entwickelt haben. Aber auch eine andere Auffassung ist denkbar. Denn Fische, mit die Hauptvertilger der Copepoden, sind neugierig, und manche von ihnen werden durch ein plötzlich auftretendes Leuchten keineswegs abgeschreckt, sondern vielmehr angelockt. Daher möchte ich aus der anderen der beiden oben angeführten Thatsachen schließen, dass das Leuchten der Copepoden manche ihrer Feinde nicht sowohl abschreckt als vielmehr irreführt; denn wenn sie, von einem Feinde verfolgt und durch diese Verfolgung zur Secretion gereizt, den Leuchtstoff ausstoßen, so lenken sie die Aufmerksamkeit des Verfolgers auf den aufblitzenden Funken ab, während sie selbst entfliehen.

[1] E. HAASE, Über das Leuchten der Myriopoden. in: Tagebl. 61. Vers. D. Naturf. Ärzte Cöln 1889 pag. 48—49.

9. Über den Bau des einseitigen Pigmentknopfes von *Pleuromma*.

Die Gattung *Pleuromma* Cls. führt ihren Namen von einem dunkelpigmentirten Knopf, der sich in der antero-lateralen Ecke des 1. Thoraxsegmentes erhebt und bei den größeren Arten schon dem bloßen Auge sichtbar ist (vgl. Mon. Taf. 5 Fig. 7, Taf. 33 Fig. 52); bei *Pl. abdominale* hat er einen Durchmesser von 0,09—0,1, bei *gracile* von 0,05—0,06 mm. Er ist stets nur an einer Seite des Segmentes vorhanden und gehört zu den Organen, die bei den verschiedenen Arten von *Pleuromma* auf verschiedenen Seiten vorkommen; ja seine Lage ist deshalb besonders auffällig, weil er bei den Weibchen der nämlichen Species (*abdominale*, *xiphias*) bald rechts bald links liegen kann[1]. Den mit *Pleuromma* sonst so nahe verwandten Arten der Gattung *Metridia* fehlt er durchaus, und auch bei anderen Copepoden ist bisher kein ähnliches Organ beobachtet worden.

Die in der vorhergehenden Mittheilung (pag. 651) erwähnten Ansichten, welche Claus und Dahl über die Funktion dieses sonderbaren Organs aussprachen, stützten sich nicht auf eine Untersuchung seines Baues. Derselbe ist vielmehr zuerst von Richard (loc. cit.) studirt worden, indessen an unzulänglich conservirtem Material, so dass Richard, ebenso wie ich (Mon. pag. 358), nur zu dem negativen Ergebnis kam, ein Auge könne das Organ nicht sein.

Mein früherer Hinweis auf die Undurchsichtigkeit der Hülle des Organs (s. o. pag. 651) war eine vorläufige, die in dem vorhergehenden Aufsatze mitgetheilten Beobachtungen über das Leuchten sind aber wohl eine definitive Widerlegung der Ansicht Dahl's, dass der Pigmentknopf ein Leuchtorgan sei. Da Dahl bemerkt, er habe anatomische Untersuchungen daran nicht machen können, so muss es

[1] J. Richard (Sur l'oeil latéral des Copépodes du genre *Pleuromma*. in: Z. Anzeiger 15. Jahrg. 1892 pag. 400—402) fand ihn bei *P. abdominale* ♀ weit häufiger rechts als links, während ich (Mon. pag. 349) ihn nur selten rechts gefunden hatte, und bei *xiphias* ♀, wo ich (pag. 357) ihn, bei allerdings wenigen Exemplaren, immer rechts angetroffen, ungefähr eben so oft links wie rechts; bei *gracile* ♀ fanden wir beide ihn constant rechts. Bei den Männchen einer Species liegt er constant auf der nämlichen, und zwar stets auf der der Greifantenne gegenüber liegenden Seite, bei *ab.* und *xi.* also links, bei *gr.* rechts.

die Arbeit Richard's sein, auf die er sich bezieht, wenn er unter den vier Gründen, die er für seine Ansicht geltend macht, auch den histologischen Bau des Organs und seine Ähnlichkeit mit dem Leuchtorgan von Euphausien anführt[1]. Indessen liegen die Leuchtorgane der Euphausien doch keineswegs unter einer undurchsichtigen Hülle, und aus den Mittheilungen Richard's lässt sich auch sonst keine Ähnlichkeit mit diesen Leuchtorganen noch überhaupt etwas herausfinden, was auf die Leuchtfunktion des Knopfes deutet. Denn Richard sagt nur, dass unter der gewölbten Hülle, die aus pigmentirtem Chitin[2] und der dazu gehörigen Matrix bestehe, eine sphärische Masse liege, die aus zahlreichen, mehr oder minder kugelförmigen Körpern zusammengesetzt scheine, und dass er einen an das Organ herantretenden Nerv nicht habe auffinden können.

Richard bezeichnete seine Angaben als vorläufig und stellte eine an geeigneterem Material auszuführende Untersuchung in Aussicht; da nun seitdem mehr als zwei Jahre vergangen sind, so darf ich wohl meine Beobachtungen über den Bau des Organs hier mittheilen; wenn sie auch seine besondere Funktion nicht aufklären, so ergiebt sich aus ihnen doch, dass das Organ eine Drüse ist. —

An ausgewachsenen Thieren ist die äußere Hülle des Organs stets so dunkel pigmentirt, dass es unmöglich ist, sein Inneres am lebenden Thiere genauer zu erkennen, und man auf Zupfpräparate und Schnitte angewiesen ist. An den Copepodiden aber ist die

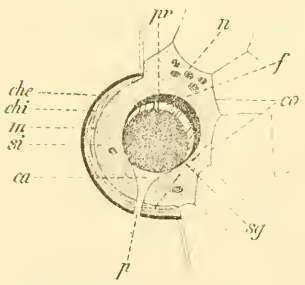
---

[1] Seine beiden anderen Gründe sind: die einseitige Lage, die doch nur gegen die Deutung als Auge spricht, und der Umstand, dass nur Copepoden mit Pigmentknopf und vielleicht noch deren nächste Verwandte phosphoresciren, was doch nur eine Vermuthung und, wie sich nun gezeigt hat, eine irrige war.

[2] Richard's Angabe, der Knopf sei nur ringsum an der Basis, nicht aber oben pigmentirt, ist, wie ich schon früher bemerkte, nicht richtig, wenigstens nicht für die reifen Thiere der drei mir bekannten Arten. Auch Dahl, der sich bestimmt zu erinnern glaubte, dass bei lebenden Thieren die Hülle weit heller und durchsichtiger sei, als bei conservirten, wo sie allerdings meist sehr wenig durchsichtig sei, dürfte mit dieser Reminiscenz sich irren; einen derartigen Unterschied habe ich nie zwischen lebenden und conservirten, sondern nur zwischen jungen und reifen Thieren wahrgenommen; höchstens ist zuzugeben, dass bei lebenden Thieren der centrale Theil des Organs hinter und besonders neben der dunkeln Kappe deshalb etwas deutlicher wahrzunehmen ist, weil er das Licht stärker bricht als bei conservirten Thieren. Hierdurch erledigt sich auch A. Mrázek's (Die Gattung *Miracia* Dana. in: Sitzber. Böhm. Ges. Wiss. Prag 1894 9 pag. Taf. 14) Vermuthung, dass das im Leben hellere Chitin des Knopfes von *Pleuromma* nach der Conservirung rasch dunkel werde, was nach ihm die Cornealinsen von *Miracia* langsam thun.

Hülle weniger undurchsichtig, im V. Stadium, wenigstens bei *gracile*, öfters nur hellbraun, im IV. und III. Stadium, auch bei *abdominale*, sogar meistens völlig pigmentlos[1]. Bei lebenden Copepodiden sieht man nun mitten in der cuticularen Halbkugelschale, welche die äußere Wand des Organs bildet, einen sphärischen Körper liegen, der das Licht ziemlich stark bricht, und von einer in blauer und violetter Farbe opalisirenden, zwischen ihm und der Halbkugelschale befindlichen Zone scharf abgegrenzt ist; sein Inhalt sieht trübe und etwas körnig aus und ist von einer sehr dünnen Membran eng umhüllt, welche sich an einer Stelle von ihm abhebt und in einen Zipfel auszieht; derselbe durchsetzt die opalisirende Zone und mündet in eine Öffnung, welche sich an der hinteren Fläche der Halbkugelschale, etwas näher ihrem Rande als ihrem Gipfel, befindet. Da die Existenz dieser Öffnung für die Deutung des Organs wichtig ist, so bemerke ich, dass man sie bei reifen Thieren am deutlichsten wahrnehmen kann, wenn man dieselben mit Kalilauge behandelt hat, während sie an Schnitten, selbst nur 5 μ dicken, öfters nur mit Mühe aufzufinden ist.

Zerzupft man ein lebendes geschlechtsreifes *Pl. gracile*, so quillt der unter der pigmentirten Schale verborgene Körper hervor, indem er seine sphärische Form ziemlich bewahrt; somit scheint er aus einer zähflüssigen Masse zu bestehen und hat ein poröses Aussehen.



Schematische Darstellung eines Schnittes durch den Pigmentknopf von *Pl. gracile*.

Auf Schnitten durch Thiere, welche mit Pikrinsäure getötet und mit Carmalaun kräftig tingirt sind, stellt sich der Bau des Organs bei reifen *Pl. gracile* ♀ und ♂ nun folgendermaßen dar (vergl. die Textfigur). Die cuticulare Halbkugelschale[2] besteht aus drei Schichten, einer äußeren dünneren, dunkelbraun bis schwarz pigmentirten Chitinschicht (*che*), einer inneren dickeren, hellen, blätterigen Chitinschicht (*chi*)

[1] Das Organ ist, wenigstens bei *abdominale*, auch schon im II. Copepodid-Stadium sichtbar, während ich es im I. Stadium nicht habe auffinden können.

[2] Während bei *gracile* die Halbkugel ein wenig abgeflacht ist, ist sie bei *abdominale* umgekehrt in der Mitte etwas erhöht; bei letzterer Art ist zudem ihr Rand, besonders an der vorderen und hinteren Seite, etwas eingebogen.

und der bei reifen Thieren schwer wahrnehmbaren, bei Copepodiden aber deutlichen chitinogenen Hypodermis (*m*). Die an lebenden Copepodiden wahrgenommene, oben erwähnte Zone (*si*), welche die cuticulare Hülle von dem centralen sphärischen Körper scheidet, sieht man rings um diesen sich ausdehnen und ihn auch an der nach dem Innern des Thieres gewandten Seite umgeben; sie ist hier durch lamellöses Bindegewebe (*co*) unregelmäßig abgegrenzt. Der so nach außen vom Integument, nach innen von Bindegewebe umschlossene Hohlraum (*si*), in welchem der centrale Körper des Organs schwebt, unterscheidet sich dadurch von den benachbarten, zwischen den Bindegewebsmaschen befindlichen Hohlräumen, dass er von Carmalaun tingirt wird, während diese hell bleiben; er scheint ganz von einer sehr feinkörnigen Masse erfüllt zu sein, in welcher eine Anzahl Zellkerne liegen, namentlich eine Gruppe von 6—8 (*n*) in seinem antero-medianen Theile. Der centrale sphärische Körper, offenbar der Haupttheil des ganzen Organs, besteht aus einer Kugel (*sg*), deren nach innen und vorn gewendete Fläche von einer Schale (*pr*) dunkler tingirten Protoplasmas (die auf Schnitten als Mondsichel erscheint) derart umfasst wird, dass der Schalenrand der Kugel anliegt, im übrigen aber die einander zugekehrten Flächen von Schale und Kugel durch einen Spalt (*f*) getrennt bleiben, welcher wiederum von einzelnen von Schale zu Kugel ziehenden kurzen Fäden durchkreuzt wird. Zuweilen glaubte ich in dem mittleren, dickeren Theil der Schale einen Kern zu unterscheiden. Die Kugel scheint aus einer porösen Masse zu bestehen, die sich an der Peripherie etwas dunkler tingirt als in der Mitte. Sie und die Protoplasmaschale sind von einer dünnen Membran umhüllt, die sich in der Weise, wie es an den lebenden Copepodiden beschrieben wurde, in ein bei *p* mündendes, konisches Rohr (*ca*) auszieht.

Das Vorhandensein eines Porus (*p*) in der das Organ überwölbenden Cuticula und eines zu demselben führenden Canales (*ca*) ist wohl ein ausreichender Beweis dafür, dass das Organ eine Drüse ist, als deren activer Theil die dem Porus gegenüberliegende Protoplasmaschale (*pr*) und als deren Secret die von dieser umfasste Kugel (*sg*) anzusehen ist: der zwischen beiden befindliche Spalt (*f*) mag wohl durch Schrumpfung des Secretes bei der Conservirung entstanden sein. Diese zähflüssige, poröse Secretkugel ist von anderer Beschaffenheit als das aus wasserhellen Tropfen bestehende Secret der gewöhnlichen Hautdrüsen und als die grüngelben Tröpf-

chen in den Leuchtdrüsen der Centropagiden, und lässt im Verein mit dem von der Umgebung abweichenden Inhalt des Sinus, in dem die Drüse liegt, und mit der Beschaffenheit der die Drüse überwölbenden Cuticula auf eine eigenthümliche Funktion des Organs schließen, deren Eigenart mir ein Räthsel geblieben ist.

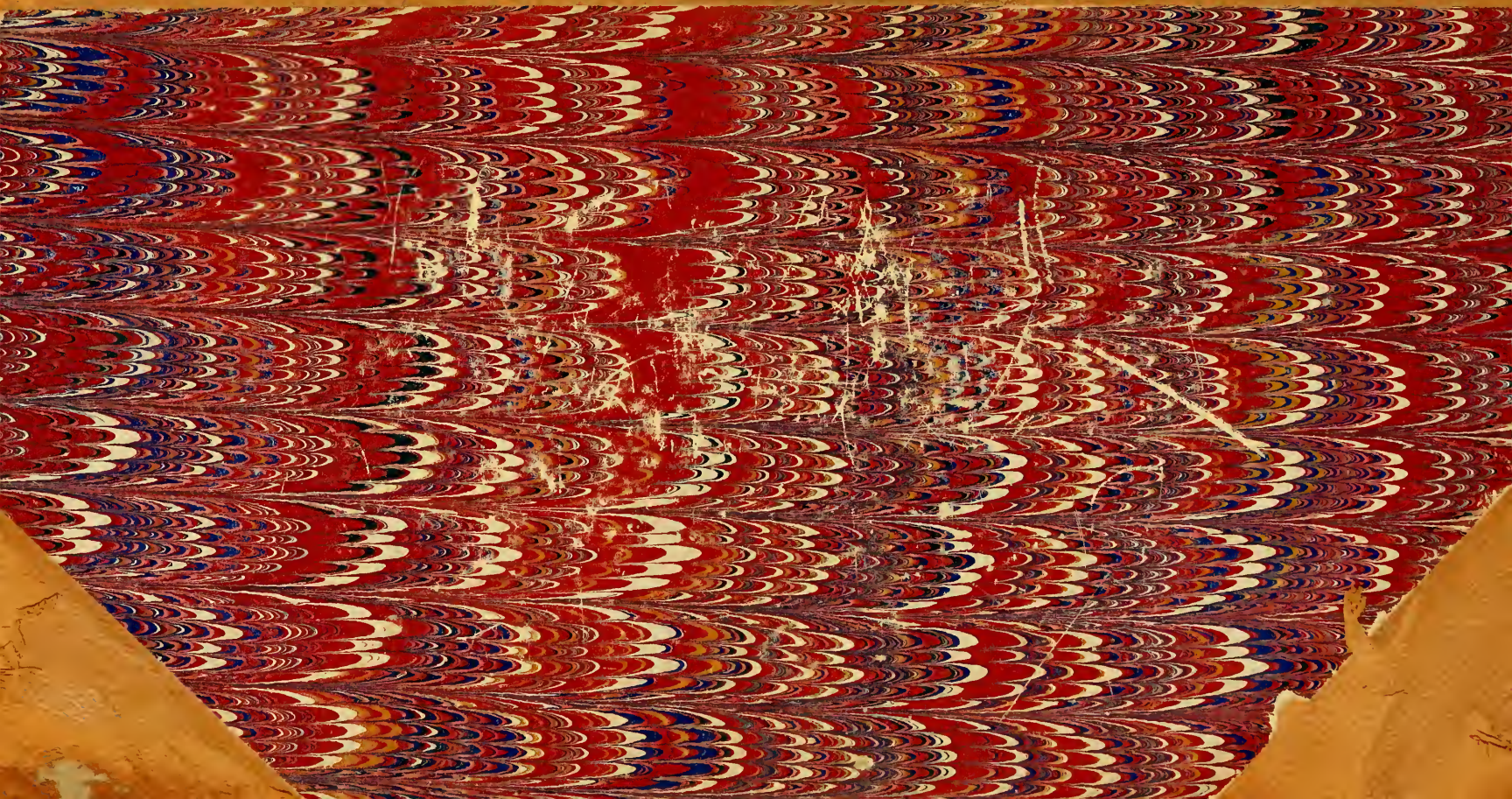
Neapel, Februar 1895.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

3 2044 072 231 285

Date Due

OCT 24 '66

APR 8 1968

JAN 1970